

**SÉLECTION DU NICHoir CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE (*TACHYGINETA*
BICOLOR) EN MILIEUX AGRICOLES : UNE TRAPPE ÉCOLOGIQUE?**

par

Ève Courtois

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, juin 2020

Le 22 juin 2020

Le jury a accepté le mémoire de Madame Ève Courtois dans sa version finale.

Membres du jury

Professeur Marc Bélisle
Directeur de recherche
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Dany Garant
Codirecteur de recherche
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeure Fanie Pelletier
Évaluatrice interne
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Mark Vellend
Président-rapporteur
Département de biologie
Université de Sherbrooke

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur, Marc Bélisle, pour la confiance qu'il m'a accordée tout au long de mon cheminement, pour les lab-meetings improvisés et l'attention minutieuse portée à mon manuscrit. Merci aussi à mon codirecteur, Dany Garant, pour ses commentaires toujours pertinents qui ont fait cheminer mes réflexions. Je remercie Fanie Pelletier et Mark Vellend de mon comité de conseillers, qui ont su me donner une rétroaction pertinente à tous les coups. Merci à mes collègues de laboratoire, pour avoir partagé avec moi un environnement de travail si enrichissant. Un merci tout spécial à Daniel Garrett pour son aide plus que généreuse et pour les après-midis passés à coder sur R, à résoudre des problèmes dans QGIS et à se poser des questions (parfois) existentielles. Merci aussi à tous les étudiants gradués qui ont peuplé la cafétéria durant mon parcours et qui ont ensoleillé ma vie à coups de soirées dansantes. Je donne une mention spéciale à deux collègues avec qui j'ai partagé mes deux magnifiques étés de terrain, Audrey Sigouin et Esther Carle-Pruneau. Je n'aurais pas pu rêver de meilleures *partners in crime*. Merci aussi à tous les étudiants gradués et stagiaires que j'ai côtoyés sur le terrain et qui ont rendu les étés 2018 et 2019 aussi intenses que légendaires. Finalement, merci aux précieuses stagiaires de laboratoires qui ont trié, séché et pesé des échantillons d'insectes à n'en plus finir. Je tiens aussi à remercier mon mari, Steven Larivière Beaudoin, qui a appris ses chants d'oiseaux par défaut au fil des années passées à m'entendre parler de ces bestioles. Merci de m'avoir épaulée et divertie au quotidien. Merci à mes parents, qui ont semé l'idée en moi que j'étais capable de tout; cette certitude a définitivement été mise à l'épreuve, et votre confiance a été d'un support incomparable.

Ce projet n'aurait pas été possible sans la collaboration des propriétaires des 40 fermes qui nous ont permis l'accès à leurs terres. Je remercie également tous les étudiants gradués et stagiaires qui ont participé à la collecte de données depuis le début du projet Hirondelle. Pour terminer, je remercie tous les partenaires financiers qui ont rendu ce projet possible : le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, le Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies et l'Université de Sherbrooke.

SOMMAIRE

On s'attend à ce que les oiseaux choisissent un site de nidification en utilisant des indices environnementaux et/ou sociaux qui devraient permettre d'optimiser leur aptitude phénotypique. Cependant, les changements environnementaux induits par l'homme peuvent modifier la relation entre les caractéristiques des habitats et leurs conséquences sur l'aptitude phénotypique, menant à un comportement non adaptatif. Le cas le plus sévère d'une telle sélection d'habitat non idéale est la trappe écologique, qui se produit lorsque les individus préfèrent s'installer dans les habitats de mauvaise qualité alors que de meilleurs habitats sont disponibles.

Ce projet de maîtrise visait à mieux comprendre le comportement de sélection d'habitat chez une population d'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) nichant dans un système de 400 nichoirs situés dans un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, et ce afin d'identifier de potentiels mécanismes de trappe écologique. Plus précisément, les objectifs spécifiques étaient de : (1) identifier les caractéristiques environnementales et sociales qui sont potentiellement utilisées par les individus pour évaluer la qualité des habitats et (2) déterminer si ces caractéristiques constituent de bons indicateurs de la qualité réelle de l'habitat, et ce, séparément pour les individus qui se sont établis tôt et tard. En comparant la relation de chaque caractéristique de l'habitat à la préférence du nichoir et à sa qualité réelle telle que définie par le succès reproducteur, j'ai pu déterminer jusqu'à quel point celle-ci pouvait mener à un éloignement d'une sélection d'habitat idéale.

Mon étude a d'abord permis d'identifier le contexte paysager, la disponibilité en nourriture et les informations sociales hétéro- et conspécifiques comme caractéristiques déterminant la préférence, et donc potentiellement utilisées par l'Hirondelle bicolore à titre d'indicateurs de la qualité d'habitat. Ainsi, les hirondelles préféraient les nichoirs offrant plus de milieux ouverts à proximité et, lorsque la forêt était peu abondante, préféraient les cultures fourragères alors que l'inverse était vrai en milieux plus forestiers. Elles préféraient également les nichoirs situés sur

les fermes offrant une grande disponibilité d'insectes au printemps, ayant une forte densité de Moineau domestique (*Passer domesticus*) et ayant eu une forte densité de conspécifiques lors de l'année précédente avec un succès reproducteur moyen élevé. Sur cette base, j'ai pu détecter de nombreux découplages entre la préférence et la qualité de l'habitat. Par exemple, la disponibilité en nourriture et le contexte paysager influençaient les préférences, mais n'étaient pas liés à la qualité de l'habitat. Les informations sociales hétéro- et conspécifiques étaient associées à des découplages plus marqués, car leur relation avec la préférence et la qualité de l'habitat allaient en sens opposés. Ces découplages survenaient toutefois seulement pour des sous-échantillons d'individus qui se sont établis soit tôt ou tard. Dans l'ensemble, mon étude illustre la complexité du comportement de sélection d'habitat et souligne que l'utilisation de nichoirs comme outils de conservation comporte des risques, dont celui de conduire à une sélection d'habitat non adaptative.

Mots-clés : sélection d'habitat; trappe écologique; intensification agricole; nichoirs; insectivore aérien; préférence

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1 INTRODUCTION.....	1
1.1 Sélection d’habitat	1
1.1.1. Distribution idéale libre	2
1.1.1.1 Suppositions	3
1.1.1.2 Applications	4
1.1.2. Sources de déviations de la distribution idéale libre	4
1.1.2.1 Habileté compétitive	5
1.1.2.2 Disponibilité des habitats	6
1.1.2.3 Coûts de déplacements.....	6
1.1.2.4 Évaluation de la qualité des habitats.....	7
1.2 Trappe écologique.....	11
1.2.1. Mécanismes	13
1.2.2. Identification d’une trappe écologique.....	13
1.2.3. Les causes	16
1.3 Intensification agricole.....	16
1.4 Nichoirs	17
1.5 Modèle d’étude	18
1.6 Objectifs	20
1.7 Hypothèses	21
CHAPITRE 2 SÉLECTION DU NICOIR NON IDÉALE CHEZ L’HIRONDELLE BICOLORE EN MILIEUX AGRICOLES	24
2.1 Introduction de l’article.....	24
2.2 Abstract	26
2.3 Introduction	27
2.4 Methods.....	32
2.4.1. Study area	32
2.4.2. Nest monitoring.....	34
2.4.3. Preference	34

2.4.4.	Habitat quality.....	35
2.4.5.	Habitat characteristics	37
2.4.5.1	Landscape context	37
2.4.5.2	Food availability.....	38
2.4.5.3	Heterospecific social information.....	41
2.4.5.4	Conspecific social information.....	41
2.4.6.	Statistical analyses	41
2.4.6.1	Habitat predictability	42
2.4.6.2	Preference.....	42
2.4.6.3	Habitat quality	43
2.5	Results.....	44
2.5.1.	Preference	44
2.5.2.	Habitat quality.....	48
2.5.2.1	Number of hatchlings.....	48
2.5.2.2	Fledging success.....	49
2.6	Discussion	51
2.6.1.	Landscape	51
2.6.2.	Food availability	53
2.6.3.	Heterospecific social information	54
2.6.4.	Conspecific social information	55
2.6.5.	Temporal constraints	57
2.7	Conclusion.....	59
2.8	Acknowledgments	59
2.9	References	60
2.10	Supplementary material	71
CHAPITRE 3 DISCUSSION ET CONCLUSION.....		80
3.1	Retour sur les résultats	80
3.1.1.	Déterminants de préférence	81
3.1.1.1	Contexte paysager.....	81
3.1.1.2	Disponibilité en nourriture	82
3.1.1.3	Information sociale hétérospécifique.....	83

3.1.1.4	Information sociale conspécifique.....	83
3.1.2.	Prédicteurs de qualité d’habitat.....	85
3.1.2.1	Contexte paysager.....	85
3.1.2.2	Disponibilité en nourriture	87
3.1.2.3	Information sociale hétéro- et conspécifique	88
3.2	Limites du projet et perspectives	89
3.2.1.	Étude des trappes écologiques	89
3.2.2.	Le nichoir comme outil de conservation	93
3.3	Conclusion.....	95
BIBLIOGRAPHIE.....		96

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.	Justification of the explanatory variables used to assess the determinants of habitat preference and their impact on the reproductive success of tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.	40
Table 2.	Determinants of nest box preference in tree swallows and their effect on the reproductive success of early and late settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.	47
Table S1.	List of the candidate models used to assess the determinants of habitat preference and their impact on the reproductive success of tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.	73
Table S2.	Results of the model selections made on the candidate models presented in Table S1 for the different response variables: nest box preference, number of hatchlings and fledging success of tree swallows in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.	74
Table S3.	Effect of habitat characteristics on the number of hatchlings of early and late tree swallow settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, according to the second and third best models in terms of AICc (Table S2).	75
Table S4.	Effect of habitat characteristics on the fledging success of early and late tree swallow settlers in a nest box network in southern Québec, Canada,	

between 2009 and 2018, according to the second and third best models in terms of AICc (Table S2). 76

Table S5. Results of the model selections made on the candidate models presented in Table S1 for the different response variables: nest box preference, number of hatchlings and fledging success of tree swallows in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, using a 5-km rather than 500-m scale for forage crops and forest cover. 78

Table S6. Determinants of nest box preference in tree swallows and their effect on the reproductive success of early and late settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, using a 5-km rather than 500-m scale for forage crops and forest cover. 79

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Influence de la relation entre la préférence et la qualité d'habitat sur différents types de sélection d'habitat. De Pärt <i>et al.</i> 2007.	12
Figure 2.	Méthode d'identification d'une trappe écologique proposée par Pärt et al. (2007) pour identifier des potentiels mécanismes menant à une sélection d'habitat non-idéale à l'échelle de l'individu.	15
Figure 3.	Distribution of the 40 farms in southern Québec, Canada, where nest box preference and breeding ecology of tree swallows were monitored between 2009 and 2018 along a gradient of agricultural intensification.	33
Figure 4.	Decision tree leading to the classification of tree swallow's nest boxes in order of preference according to the presence of a laying event and the settlement date.	35
Figure 5.	Predicted probabilities of a tree swallow nest box being classified in preference level 1, 2 or 3 (as defined in Fig. 4) in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, as a function of a) forest cover near nest box, b) cover of perennial forage crops and openness of landscape, c) food availability in spring, d) competitor density, e) density of breeders on a farm in the previous year and f) mean performance of breeders (number of fledglings) in the previous year.	46
Figure 6.	Averaged predicted fledging success of early and late settlers as a function of a) mean performance of breeders on a farm in the prior year forest, b) forest cover near the nest box and c) density of breeders on a	

farm in the prior year, for tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada between 2009 and 2018. 50

Figure S1. Results of the model selection by AICc aiming to identify key spatial scale at which the cover of a) forest, b) forage crops, and c) water bodies and wetlands most affect nest box preference in a tree swallow population breeding in farmlands in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018. 71

Figure S2. Correlation matrix of the explanatory variables used to assess the determinants of habitat preference and their impact on the reproductive success of tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018. 72

Figure S3. The effect of agricultural intensity and openness of landscape within 5 km around nest box on a) nest box preference, b) probability of hatching failure of late settlers, and c) fledging success of early settlers for tree swallows in a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018. 77

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 Sélection d'habitat

La distribution des animaux dans l'environnement et l'aptitude phénotypique qui en résulte sont des éléments nécessaires à la compréhension de la structure et de la dynamique des populations (Mcpeek *et al.*, 2001; Sutherland, 1996). Cette distribution découle d'un processus décisionnel hiérarchique appelé la sélection d'habitat, lequel résulte en une utilisation disproportionnée de certains habitats (Jones, 2001; Lele *et al.*, 2013). La définition du terme « habitat » est variable et quelque peu ambiguë dans la littérature (Hall *et al.*, 1997). Différents critères ont été émis quant à l'homogénéité d'un habitat, son caractère distinctif et sa contiguïté (Fretwell et Lucas, 1970; Hutto, 1985; Morris, 2003). Certaines définitions en font un concept plus abstrait, telles que celle de Jones (2001) selon laquelle un habitat désigne un ensemble distinctif de facteurs environnementaux qu'une espèce utilise pour sa survie et sa reproduction. Somme toute, l'habitat est un concept spécifique à l'organisme et au contexte spatio-temporel de l'étude, et désigne des ressources et conditions qui mènent à une occupation de l'espace (Hall *et al.*, 1997; Morris, 2003).

La sélection d'habitat s'effectue premièrement à l'échelle de l'aire de répartition géographique, deuxièmement à celle du domaine vital, troisièmement à celle d'un site spécifique, et finalement à celle de l'utilisation des ressources (Hutto, 1985; Johnson, 1980). Les processus guidant la sélection d'habitat, qu'ils soient innés ou acquis, sont dépendants de l'échelle spatiale étudiée. Par exemple, si des facteurs climatiques et géologiques déterminent souvent la limite de distribution des espèces, des interactions biologiques locales telles que la compétition peuvent être plus susceptibles d'influencer la distribution des individus à fine échelle (Wiens, 1989).

Le choix qui résulte du processus décisionnel de sélection d'habitat influence la survie et/ou la reproduction des individus à travers les coûts et bénéfices reliés à l'utilisation de l'habitat (Chalfoun et Schmidt, 2012; Hildén, 1965). La sélection d'habitat résulte donc de la sélection naturelle, qui aurait exercé une pression de sélection favorisant les individus capables de reconnaître et de s'établir préférentiellement dans les meilleurs habitats disponibles (Fretwell et Lucas, 1970; Orians et Wittenberger, 1991). Ceci mène à l'évolution de préférences, qui réfèrent à la probabilité qu'un habitat soit choisi s'il est offert en option parmi d'autres (Johnson, 1980; Robertson et Hutto, 2006). Un principe théorique de la sélection d'habitat stipule que les préférences des individus pour les types d'habitat coévoluent avec la qualité de ces habitats, de sorte que les individus préfèrent les habitats dans lesquels ils se reproduisent et/ou survivent mieux (Orians et Wittenberger, 1991). La qualité d'un habitat est définie par Fretwell et Lucas (1970) comme étant la contribution moyenne relative de l'habitat au pool génétique des générations futures. Cette notion à caractère évolutif intègre une multitude de facteurs influençant la survie et la reproduction des individus, et donc ultimement la population. Plusieurs mesures peuvent être utilisées pour estimer la qualité d'un habitat, mais ce sont les composantes de l'aptitude phénotypique des individus (survie et reproduction) qui mesurent le plus directement la contribution *per capita* de l'habitat à la croissance de population (Johnson, 2007; Sutherland, 1996).

1.1.1. Distribution idéale libre

La sélection d'habitat au niveau du comportement individuel a fait l'objet de nombreuses études théoriques (Křivan *et al.*, 2008; Morris, 2003; Rosenzweig, 1991; Tregenza, 1995), particulièrement depuis le modèle de la *distribution idéale libre* lancé par Fretwell et Lucas en 1970. Initialement vouée à expliquer la distribution d'abondance des oiseaux à travers un environnement hétérogène composé d'habitats de différentes qualités, cette théorie a également été appliquée à la distribution d'individus en compétition pour la nourriture (e.g., Godin et Keenleyside, 1984; Harper, 1982; Milinski, 1979) et les partenaires sexuels (Parker, 1978).

Fretwell et Lucas (1970) y proposent que la distribution des individus d'une espèce prenne forme au moyen de la sélection d'habitat, qui est ultimement effectuée en fonction de la qualité relative des habitats disponibles. La distribution idéale libre considère ensuite une densité-dépendance négative de la qualité de l'habitat : plus l'habitat est occupé par un grand nombre d'individus, plus il y a de compétition, par interférence et/ou épuisement des ressources, plus la qualité diminue. Ainsi, la qualité de l'habitat est définie par sa qualité fondamentale, c'est-à-dire à densité nulle, moins l'effet de l'augmentation de la densité.

1.1.1.1 Suppositions

Quoique le modèle de distribution idéale libre soit intuitif et logique, son pouvoir prédictif est largement restreint par deux importantes suppositions. La première implique que tous les individus s'établissent dans l'habitat de meilleure qualité au moment de la décision, et adoptent donc un comportement *idéal*. Les individus sont ainsi considérés omniscients, c'est-à-dire qu'ils ont toute l'information nécessaire pour évaluer convenablement la qualité de tous les habitats disponibles. Cette supposition est jugée raisonnable par Fretwell et Lucas (1970) puisque les individus capables d'effectuer une sélection d'habitat idéale devraient avoir été favorisés par la sélection naturelle. Or, de nombreuses études empiriques ont mis en évidence des cas de sélection d'habitat non idéale (découplage entre les préférences pour un habitat et sa qualité réelle), dont plusieurs chez les oiseaux (Arlt et Pärt, 2007; Best, 1986; Bollinger *et al.*, 1990; Chalfoun et Schmidt, 2012; Hollander *et al.*, 2011; Robertson *et al.*, 2013).

La seconde supposition de base est celle de l'homogénéité. Elle implique que tous les individus établis dans un habitat aient le même succès espéré et soient donc identiques, entre autres au niveau génétique et en matière d'habileté compétitive (Tregenza, 1995). Ils sont donc considérés *libres* de s'installer dans un habitat, sur un pied d'égalité avec les résidents et sans coût ni contrainte de déplacement. L'accessibilité de chaque habitat est également considérée équivalente pour tous les individus (Fretwell et Lucas, 1970).

Les deux suppositions ensemble stipulent que chaque individu est *libre* de s'installer dans l'habitat lui permettant de maximiser son aptitude phénotypique. Ainsi, à densité nulle, les différents habitats disponibles sont hétérogènes dans leur qualité. N'ayant aucun compétiteur, le premier individu à coloniser s'installera dans l'habitat ayant les ressources lui permettant de maximiser sa survie et sa reproduction. Plus le nombre d'individus d'un habitat augmente, plus la compétition augmente, et plus la qualité de l'habitat diminue. Ainsi, les habitats de moindre qualité seront colonisés que lorsque l'aptitude phénotypique attendue y sera égale ou supérieure à celle des individus occupant les autres habitats. La distribution idéale libre représente un état d'équilibre lors duquel la qualité relative de tous les habitats est égale et tous les individus bénéficient autant de l'utilisation de leur habitat (Fretwell et Lucas, 1970). Puisqu'aucun individu n'aurait avantage à changer d'habitat, la distribution résulterait d'une stratégie évolutivement stable (Křivan *et al.*, 2008; Milinski, 1979; Morris, 2003).

1.1.1.2 Applications

Le modèle de distribution idéale libre dans sa forme initiale a permis de prédire la distribution spatiale d'individus de tailles similaires et supposés maximiser l'utilisation d'une ressource alimentaire entre deux parcelles situées proches l'une de l'autre et où l'apport en nourriture était continu et la consommation instantanée (Tregenza, 1995). Un exemple classique est celui d'épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) qui avaient le choix entre deux parcelles d'alimentation pour lesquelles l'apport en ressources différaient et qui se distribuaient proportionnellement au taux d'entrée des ressources. Tous les individus présentaient ainsi un taux d'acquisition des ressources similaire, faisant en sorte que les prédictions de la distribution idéale libre s'appliquaient (Milinski, 1979, 1988).

1.1.2. Sources de déviations de la distribution idéale libre

Si le modèle de distribution idéale libre permet de bien décrire des scénarios expérimentaux simple à des échelles spatiales et temporelles restreintes (Godin et Keenleyside, 1984; Haché *et*

al., 2013; Harper, 1982; Milinski, 1979), les suppositions et simplifications peu plausibles qui en découlent limitent la pertinence de celui-ci lorsqu'il s'agit de mieux comprendre les systèmes naturels (Kacelnik *et al.*, 1992; Sutherland, 1996). De nombreuses sources de déviations de la distribution idéale libre font en sorte que sa principale prédiction, soit que tous les individus devraient avoir un succès équivalent, est rarement atteinte (Fretwell, 1972; Parker et Sutherland, 1986; Pulliam et Danielson, 1991). Si l'aptitude phénotypique des individus n'est pas équivalente dans tous les habitats, alors la contribution relative des habitats à la croissance de la population n'est pas la même; les conséquences sont alors importantes pour la dynamique des populations (Lomnicki, 1980; Pulliam, 1988; Pulliam et Danielson, 1991). Cela a mené les écologistes à développer des modèles afin d'y incorporer l'effet de multiples facteurs susceptibles d'influencer les prédictions de la distribution idéale libre en milieu naturel (Tregenza, 1995).

1.1.2.1 Habileté compétitive

Une source fréquente de déviation de la distribution idéale libre consiste en la différence d'habileté compétitive entre les individus, enfreignant la supposition d'homogénéité (Fretwell, 1972; Milinski et Parker, 1991; Parker et Sutherland, 1986; Sutherland, 1996). Par exemple, les individus peuvent différer dans leur capacité à exploiter les ressources; les individus plus compétitifs ont alors un plus grand impact sur l'effet de la densité sur la qualité de l'habitat (Kacelnik *et al.*, 1992; Sutherland, 1996). Parker et Sutherland (1986) proposent qu'en situation d'apport continu de ressources, les individus se distribuent de sorte que les « unités compétitives » soient réparties proportionnellement aux ressources, plutôt que les individus comme tels.

Si on considère la compétition par interférence, un exemple de différences d'habiletés compétitives peut s'observer chez les espèces territoriales, chez qui des individus adoptent des comportements agressifs dans le but de défendre une ressource, i.e. un territoire. Fretwell (1992) propose un modèle, nommé la distribution idéale despotique, décrivant la distribution potentielle

des espèces territoriales dont les niveaux d'agressivité diffèrent entre les individus, menant à une hiérarchie de dominance. Chez ces espèces, les territoires de meilleure qualité sont occupés par les individus plus compétitifs, ce qui pousse les individus moins compétitifs à occuper des territoires de qualité moindre, impliquant une aptitude phénotypique moindre (Calsbeek et Sinervo, 2002; Holmes *et al.*, 1996; Petit et Petit, 1996).

1.1.2.2 Disponibilité des habitats

La supposition voulant que les individus soient libres de s'installer dans les meilleurs habitats disponibles sera enfreinte si l'établissement dans un habitat est limité par un nombre défini de sites et que l'occupation d'un site le rend indisponible pour les autres individus par préemption, comme dans le cas d'espèces territoriales (Fretwell et Lucas, 1970). Chez les oiseaux, la sélection du site de reproduction est généralement ainsi limitée par la quantité de sites de nidification disponibles dans un habitat. Le modèle de distribution idéale préemptive considère ainsi que la distribution des individus à travers les habitats dépend non seulement de leur qualité, mais aussi de leur disponibilité (Brown, 1969; Pulliam et Danielson, 1991). Il suppose que les sites de reproduction à l'intérieur d'un habitat diffèrent en termes de succès reproducteur attendu, et que les individus choisissent le meilleur site disponible, c'est-à-dire inoccupé. Lorsqu'un site de reproduction est occupé, il ne peut plus être sélectionné par un autre individu, et la qualité des sites voisins reste la même (Pulliam et Danielson, 1991).

1.1.2.3 Coûts de déplacements

Un autre facteur créant une déviation de la distribution idéale libre consiste en la limitation des individus à échantillonner tous les habitats disponibles à cause des coûts rattachés à la sélection d'habitat (Bernstein *et al.*, 1991; Danielson, 1992; Morris, 1992; Pulliam et Danielson, 1991). La recherche d'un habitat implique en effet des coûts en énergie et en temps pour détecter les habitats potentiels, s'y déplacer, les explorer et en évaluer la qualité (Morris, 1992; Stamps, 2001). Par exemple, pour la sélection d'habitat de reproduction des oiseaux migrateurs, une

prospection, impliquant des dépenses en temps et en énergie, peut être effectuée à la fin de la saison afin d'évaluer la qualité des habitats à partir de la présence et du succès reproducteur des individus résidents, information qui sera utilisée l'année suivante (Pärt et Doligez, 2003; Pärt *et al.*, 2011; Reed *et al.*, 1999; Valone et Templeton, 2002). Ces coûts sont différés, en ce sens qu'ils affecteront l'aptitude phénotypique des individus après leur établissement. En plus de ces coûts différés, les organismes font également face à des coûts immédiats lors de leurs déplacements, dont un risque de mortalité accru via la prédation, des accidents ou la faim (Stamps *et al.*, 2005). Il peut toutefois y avoir des coûts à ne pas explorer, qui se calculent en termes de connaissance limitées des habitats disponibles (Pärt *et al.*, 2011; Schjørring *et al.*, 1999). Il existe donc un compromis entre les coûts associés à la recherche de meilleurs habitats et les bénéfices attendus de l'installation dans un meilleur habitat (Morris, 1992; Stamps, 2001).

Morris (1992) modélise l'effet des coûts de dispersion sur la sélection d'habitat à travers leur impact négatif sur l'aptitude phénotypique une fois l'individu établi, considérant que l'énergie et le temps associés à la recherche et l'établissement ne peuvent pas être investis dans la reproduction. D'un autre côté, Danielson (1992) présuppose plutôt que les individus dispersants ont alloué un certain montant de ressources et/ou de temps à la dispersion, et qu'une fois cette allocation épuisée ils doivent s'installer, ou alors ils meurent. D'une manière ou d'une autre, ces coûts de dispersion représentent une cause importante de divergence de la distribution idéale libre en milieu naturel (Pulliam et Danielson, 1991). Plus la distance entre les habitats est grande, plus la détectabilité des ressources est faible et plus les coûts de dispersion sont élevés (Morris, 1992). Plus les coûts sont élevés, moins les individus auront de bénéfices à disperser, et plus ils accepteront de s'établir dans des habitats de faible qualité (Beauchamp *et al.*, 1997; Bernstein *et al.*, 1991).

1.1.2.4 Évaluation de la qualité des habitats

D'abord, il peut exister des variations interindividuelles dans l'évaluation de la qualité des habitats disponibles. Les décisions de dispersion d'individus qui cherchent à maximiser leur

aptitude phénotypique peuvent donc varier d'un individu à l'autre en fonction, par exemple, de leur phénotype. Notamment, dans le cas d'un choix d'habitat apparié (*matching habitat choice*), les individus ayant différents phénotypes pourraient classer les environnements différemment si l'environnement et/ou les ressources qui sont optimales pour un phénotype sont sous-optimales pour un autre (Edelaar *et al.*, 2008). Ceci mène à une corrélation entre le phénotype des individus et l'environnement qu'ils occupent (e.g. Price, 1987; Summers *et al.*, 1996). L'âge des individus, leur condition corporelle et leur sexe peuvent également affecter leurs décisions de dispersion, entre autres puisqu'elles peuvent affecter la mobilité et la motivation à disperser (Delgado *et al.*, 2010; Matthysen, 2012; Walls *et al.*, 1999). Les individus plus expérimentés (i.e. plus âgés) peuvent également modifier leurs choix d'habitats en fonction de l'information acquise dans le passé (Matthysen, 2012; Parejo *et al.*, 2008). Finalement, chez les oiseaux migrateurs, la date d'arrivée des individus au site de reproduction est également un facteur contraignant pour l'évaluation de la qualité des habitats. Les premiers arrivants disposent d'avantages non négligeables : non seulement ils ont plus de temps pour l'exploration et sont donc susceptibles de faire des choix basés sur une information plus complète, mais ils ont également plus d'options d'habitats disponibles à leur arrivée (Orians et Wittenberger, 1991). Toutefois, une arrivée précoce sur le site de reproduction pourrait également être associée à des coûts si les individus arrivés plus tôt minimisent les arrêts pour se nourrir lors de la migration (Bêty *et al.*, 2003).

Les animaux peuvent également être limités dans leur capacité à discriminer deux habitats dont la qualité diffère trop faiblement. Abrahams (1986) a développé un modèle dans lequel les individus ont une limite de perception, définie par un taux d'acquisition de ressources minimal requis afin de discriminer deux habitats. Sous cette limite, les individus ne perçoivent pas la différence de qualité et se distribuent aléatoirement entre les habitats, créant une déviance par rapport à la distribution idéale libre. Abrahams (1986) propose que les contraintes perceptuelles résultent en une surutilisation des mauvais habitats et une sous-utilisation des meilleurs habitats, un biais souvent rapporté dans la littérature (Kennedy et Gray, 1993; Milinski, 1994; Tregenza, 1995).

La supposition d'idéalité implique également que les individus se basent sur des informations fiables pour évaluer la qualité de l'habitat (Pärt et Doligez, 2003). Or, la sélection de l'habitat de reproduction est souvent effectuée avant que les facteurs affectant ultimement la survie et la reproduction des individus, telle que la disponibilité de nourriture, ne soient observables (Hildén, 1965; Orians et Wittenberger, 1991). Ainsi, il est impossible pour un organisme d'évaluer, au moment de la dispersion, tous les facteurs susceptibles d'influencer son aptitude phénotypique et qui déterminent la qualité d'un habitat rencontré. Ce découplage temporel entre le moment de la sélection de l'habitat et le moment crucial de la reproduction rend l'évaluation de la qualité d'un habitat complexe (Gilroy et Sutherland, 2007; Kristan, 2003; Stamps et Krishnan, 2005).

Les animaux utilisent des caractéristiques de l'habitat comme indicateurs de qualité (de l'anglais *cue*), leur permettant d'évaluer indirectement la qualité d'un habitat au moment de sa sélection (Gilroy et Sutherland, 2007; Schlaepfer *et al.*, 2002). La théorie voulant que ces indicateurs correspondent à des facteurs environnementaux a longtemps été dominante dans la littérature (Cody, 1985; Hildén, 1965). Plusieurs études empiriques ont en effet identifié des composantes du paysage (Bollinger, 1995; Hollander *et al.*, 2011), de végétation (Betts *et al.*, 2008; Tye, 2008) et de disponibilité en nourriture (Bollmann *et al.*, 1997; Burke et Nol, 1998) comme caractéristiques déterminant la sélection d'habitat. Plus récemment, l'idée que des facteurs sociaux et individuels puissent également être utilisés pour l'évaluation de la qualité des habitats a pris beaucoup d'importance dans la littérature (Beauchamp *et al.*, 1997; Boulinier et Danchin, 1997; Mönkkönen *et al.*, 1999; Stamps *et al.*, 2005; Valone et Templeton, 2002). Un nombre croissant d'études suggèrent que les décisions de dispersion pourraient être influencées par l'expérience individuelle passée (Lagrange *et al.*, 2017; Switzer, 1997), mais également par l'information produite involontairement par des individus de la même espèce (consécifiques; Boulinier et Danchin, 1997; Nocera *et al.*, 2006; Pärt *et al.*, 2011; Stamps, 1988; Ward et Schlossberg, 2004) ou d'une autre espèce (hétérospécifiques; Forsman *et al.*, 2002; Kivelä *et al.*, 2014; Mönkkönen *et al.*, 1990; Parejo *et al.*, 2008; Thomson *et al.*, 2003). Cette information sociale peut provenir des décisions des individus; par exemple, l'occupation d'un habitat («

attraction hétéro- ou conspécifique », soit la tendance à s'installer proche d'individus d'une autre ou de la même espèce; Stamps, 1988, Mönkkönen *et al.*, 1999). Cette source d'information est facilement accessible, mais a le potentiel d'entraîner les individus dans une cascade de mauvaises décisions si un individu adopte un comportement non idéal qui est ensuite copié par d'autres (Giraldeau *et al.*, 2002). L'information sociale peut également provenir des conséquences de ces décisions; par exemple, le succès reproducteur obtenus par les individus occupant un habitat (« information publique »; Boulinier et Danchin, 1997; Valone et Templeton, 2002). Cette dernière forme d'information devrait être la plus robuste puisqu'elle intègre l'effet de plusieurs facteurs sur le succès reproducteur et que, contrairement aux décisions individuelles, elle ne risque pas d'être biaisée (Giraldeau *et al.*, 2002; Seppänen *et al.*, 2007). Toutefois, l'environnement doit être suffisamment prévisible pour que l'information issue du succès reproducteur des individus soit fiable puisqu'elle ne peut pas être utilisée au moment de son acquisition, particulièrement chez les oiseaux migrateurs (Doligez *et al.*, 2003).

Ces caractéristiques de l'habitat utilisées comme indicateurs de qualité déterminent les préférences des individus pour les différents habitats disponibles (Pärt *et al.*, 2007) et devraient donc être celles qui ont influencé l'aptitude phénotypique des individus dispersants dans le passé évolutif de l'espèce (Robertson et Chalfoun, 2016; Schlaepfer *et al.*, 2002). Une sélection d'habitat adaptative devrait impliquer des préférences pour des caractéristiques indiquant une meilleure qualité d'habitat (Chalfoun et Schmidt, 2012; Pärt *et al.*, 2007). L'identification de ces facteurs proximaux constitue un atout crucial pour comprendre les mécanismes derrière la sélection d'habitat et ainsi assurer une gestion de la faune optimale (Chalfoun et Martin, 2007).

La fiabilité du signal émis par ces indicateurs peut être altérée par un changement rapide de l'environnement, créant un découplage entre la préférence et la qualité réelle de l'habitat (Kokko et Sutherland, 2001; Schlaepfer *et al.*, 2002). Si les indicateurs de qualité et la condition future de l'environnement ont toujours été étroitement corrélés, l'organisme pourrait ne pas avoir la plasticité phénotypique nécessaire pour évaluer adéquatement la nouvelle situation. L'animal

est donc contraint, ou piégé, par son passé évolutif à faire un choix qui n'est pas optimal (Schlaepfer *et al.*, 2002).

1.2 **Trappe écologique**

Le phénomène de « trappe écologique » réfère au cas où, suite à un changement rapide de l'environnement, les individus d'une population sélectionnent préférentiellement des habitats de faible qualité alors que de meilleures options sont disponibles (Dwernychuk et Boag, 1972; Gates et Gysel, 1978; Robertson et Chalfoun, 2016; Robertson *et al.*, 2013; Rodenhouse *et al.*, 1997; Schlaepfer *et al.*, 2002). De telles décisions non adaptatives font partie du phénomène plus large de « trappe évolutive », qui s'applique non seulement à la sélection d'habitat, mais aussi à d'autres comportements tels que la quête alimentaire et le choix de partenaire de reproduction. Dans tous les cas, les trappes évolutives impliquent que les indices utilisés par les organismes pour faire leur choix de ressource (e.g., habitat, nourriture ou partenaire) deviennent découplés de la qualité réelle de la ressource aux suites d'une perturbation (Robertson et Chalfoun, 2016; Schlaepfer *et al.*, 2002).

Les trappes écologiques peuvent être étudiées à l'échelle de la population ou à l'échelle individuelle. La plupart des auteurs s'entendent pour définir les trappes écologiques selon une dynamique de populations sources et puits, les populations des habitats dits sources ayant une croissance positive et permettant le maintien des populations des habitats dits puits, dont la croissance est négative, grâce à la dispersion (Pulliam, 1988; Pulliam et Danielson, 1991). En ce sens, une trappe écologique consisterait en un puits qui serait sélectionné préférentiellement, ou un « puits attractif » (Battin, 2004; Kristan, 2003; Pärt *et al.*, 2007; Remeš, 2000). Par contre, certains auteurs argumentent que les trappes écologiques se manifestent à l'échelle du comportement individuel et devraient donc être étudiées et définies comme telles (Pärt *et al.*, 2007; Robertson et Hutto, 2006). En ce sens, une trappe écologique résulte d'un découplage entre les préférences des individus et la qualité réelle de l'habitat qui entraîne les individus à sélectionner préférentiellement (être plus attirés envers) les habitats de mauvaise qualité, alors

que de meilleurs habitats sont disponibles (Kokko et Sutherland, 2001; Pärt *et al.*, 2007; Robertson et Hutto, 2006; Robertson *et al.*, 2013). Le concept de trappe écologique se situerait ainsi à l'extrémité d'un continuum de sélection d'habitat allant jusqu'à une sélection idéale, dont la relation entre la préférence pour un habitat et sa qualité est positive (Figure 1, de Pärt *et al.*, 2007). Une préférence égale pour des habitats de qualités différentes peut être vue comme une sélection d'habitat non idéale (Pärt *et al.*, 2007) ou comme une trappe écologique de sévérité moindre (*equal-preference trap*, Robertson et Hutto, 2006).

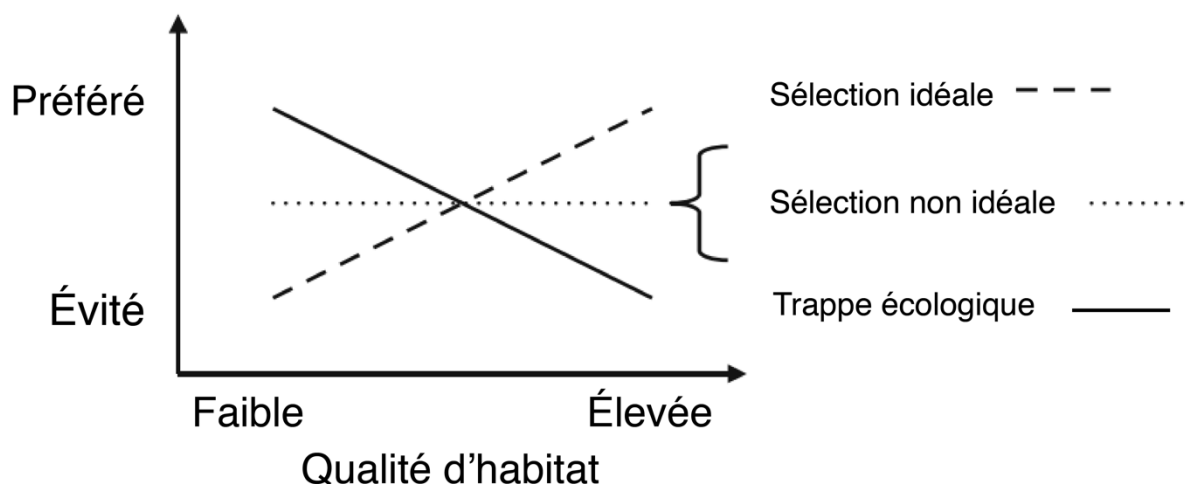


Figure 1. Influence de la relation entre la préférence et la qualité d'habitat sur différents types de sélection d'habitat. De Pärt *et al.* 2007.
Les trois scénarios présentés représentent une sélection d'habitat idéale, une sélection d'habitat non idéale et un trappe écologique, telles que définies par Pärt *et al.* 2007.

Les répercussions des trappes écologiques sur les populations piégées varient selon leur sévérité, qui dépend de la qualité absolue et relative des différents habitats, de leur disponibilité absolue et relative, et des niveaux de préférence pour ces habitats (Delibes *et al.*, 2001; Hale *et al.*, 2015; Kokko et Sutherland, 2001). Une trappe écologique très sévère peut avoir un impact important sur le taux de mortalité et/ou de natalité de la population, au point de la mener à l'extinction (Hale *et al.*, 2015; Kokko et Sutherland, 2001). Il est donc primordial d'identifier les trappes écologiques et de quantifier leurs impacts sur la structure et la dynamique des populations et ce,

afin que ces aspects puissent être incorporés aux plans de conservation d'espèces à risques (Battin, 2004).

1.2.1. Mécanismes

Des modèles théoriques ont récemment été développés afin d'offrir un cadre mécanistique pour l'étude des trappes écologiques (Battin, 2004; Fletcher *et al.*, 2012; Pärt *et al.*, 2007; Robertson et Hutto, 2006; Robertson *et al.*, 2013). Robertson et Hutto (2006) ont identifié trois mécanismes par lesquels un découplage peut survenir entre la qualité réelle d'un habitat et l'attrait qu'elle exerce sur les individus, et mener à une trappe écologique. (1) Une dégradation de l'habitat entraîne une diminution de sa qualité, sans toutefois changer les indices utilisés par les individus pour en estimer la qualité. Les préférences restent donc les mêmes. (2) Les indices environnementaux d'un habitat de mauvaise qualité changent, le rendant plus attractif, et donc davantage sélectionné par les individus. Sa qualité reste toutefois la même. (3) Les deux mécanismes précédents surviennent en même temps, de sorte qu'une perturbation de l'habitat le rend à la fois plus attractif et de moins bonne qualité.

1.2.2. Identification d'une trappe écologique

Depuis les premières mentions de trappes écologiques (Best, 1986; Dwernychuk et Boag, 1972; Gates et Gysel, 1978), un nombre croissant d'études empiriques décrivent des situations dans lesquelles les animaux semblent faire des choix d'habitat non adaptatifs (Chalfoun et Schmidt, 2012). L'élaboration d'un cadre théorique déterminant des critères à respecter afin de pouvoir réellement conclure en l'occurrence d'une trappe écologique s'est avérée nécessaire. Robertson et Hutto (2006) ont donc émis trois critères permettant de démontrer empiriquement l'existence d'une trappe écologique, lesquels sont largement utilisés dans la littérature. Selon ces auteurs, les évidences nécessaires sont les suivantes (revues par Robertson *et al.*, 2013): (1) les individus doivent montrer une préférence égale (*equal-preference trap*) ou supérieure (*severe trap*) pour un habitat par rapport à un ou plusieurs autres. (2) Une mesure d'aptitude phénotypique valable

(i.e. indicateur de survie et/ou de succès reproducteur) devrait être associée à l'utilisation de chaque habitat. (3) La conséquence en termes d'aptitude phénotypique résultant de l'utilisation de l'habitat également préféré ou préféré devrait être inférieure à celle associée à l'utilisation des autres habitats disponibles. À l'aide de ces critères, Robertson et Hutto (2006) ont revu les mentions de trappes écologiques publiées jusqu'alors et ont déterminé que seulement 5 des 45 articles analysés répondaient à l'ensemble de ces critères, soulignant ainsi l'importance de respecter une structure rigoureuse pour identifier les trappes écologiques dans les recherches futures. La méthode de Robertson et Hutto (2006) n'est toutefois pas parfaite. D'abord, elle se base sur la comparaison d'un nombre fini d'habitats, supposant qu'ils sont spatialement distincts et uniformes en qualité. Or, la structure et la composition des habitats peut varier de façon continue de manière à former des gradients (Kristan, 2003). Mais surtout, cette méthode ne permet pas de déduire le processus décisionnel des individus lors de la sélection d'habitat, et donc d'identifier le mécanisme qui est potentiellement à la base de la trappe (Pärt *et al.*, 2007).

Pärt *et al.* (2007) ont donc proposé une approche en deux étapes, plutôt centrée sur le comportement individuel et l'utilisation d'indices pour identifier les trappes écologiques (Figure 2a). La première étape consiste à évaluer la relation entre les caractéristiques de l'habitat et sa qualité réelle, définie par l'aptitude phénotypique des individus qui y résident. Les caractéristiques reliées à la qualité réelle de l'habitat sont ainsi identifiées. La seconde étape consiste à tester le lien entre ces caractéristiques de l'habitat et la préférence des individus afin d'identifier les indicateurs qui sont potentiellement utilisés par les individus pour prédire la qualité de l'habitat. La divergence entre ces deux relations indiquera jusqu'à quel point la sélection de l'habitat s'éloigne d'un scénario idéal (Figure 2b). Si les deux relations vont dans le même sens, la caractéristique de l'habitat est associée à une sélection d'habitat idéale. Si elles vont en sens opposés, la sélection d'habitat est non idéale et pointe potentiellement vers une trappe écologique. Si une caractéristique est associée à la qualité d'habitat mais pas à la préférence, la sélection d'habitat est non idéale mais moins sévère (*equal-preference trap*), et il en est de même pour une caractéristique qui serait associée à la préférence mais pas à la qualité réelle de l'habitat. À ce jour, peu d'études ont étudié le lien entre les caractéristiques de l'habitat,

les préférences et la valeur adaptative en utilisant plusieurs mesures de préférence raisonnables (par exemple, la distribution des individus dominants ou les patrons d'établissement, selon Robertson et Hutto (2006)), et ce, sur plusieurs années (Arlt et Pärt, 2007; Hollander *et al.*, 2011).

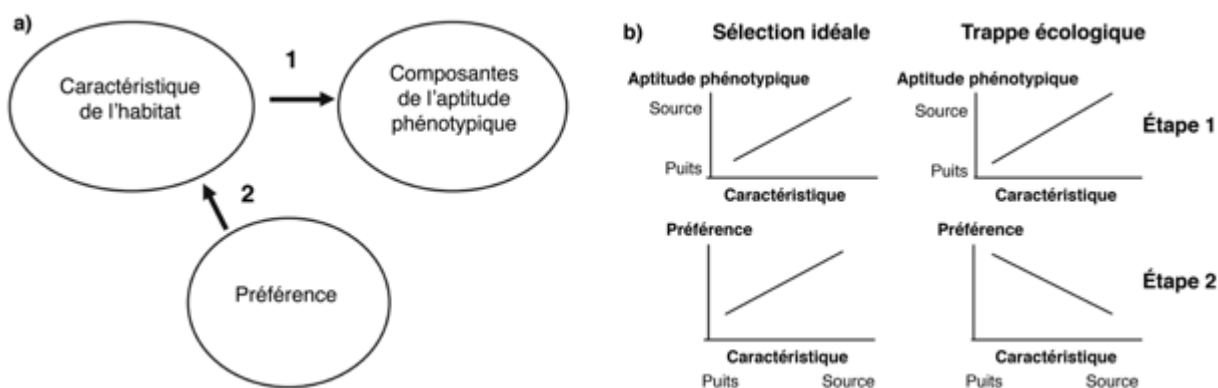


Figure 2. Méthode d'identification d'une trappe écologique proposée par Pärt et al. (2007) pour identifier des potentiels mécanismes menant à une sélection d'habitat non-idéale à l'échelle de l'individu.

(a) Représentation schématique des deux étapes. (b) Représentation de deux conclusions potentielles quant au caractère idéal de la sélection d'habitat, basées sur les résultats des deux étapes du modèle.

Cette approche centrée sur les décisions individuelles semble une bonne alternative à la méthode de Robertson et Hutto (2006). Par contre, toutes deux supposent qu'une sélection d'habitat non idéale le soit uniformément pour tous les individus de la population. Or, il est connu que la sélection d'habitat peut varier en fonction du phénotype, de la condition corporelle, de l'expérience et de la date d'arrivée sur l'aire de reproduction (Delgado *et al.*, 2010; Edelaar *et al.*, 2008; Matthysen, 2012; Parejo *et al.*, 2008; Walls *et al.*, 1999). Qui plus est, les perturbations à la base des trappes écologiques pourraient aussi vraisemblablement affecter différemment des individus qui diffèrent sur ces points. Il s'avère donc pertinent de raffiner ce modèle afin de considérer de potentielles différences interindividuelles dans l'optimalité de la sélection d'habitat.

1.2.3. Les causes

Si les trappes écologiques peuvent survenir dans des systèmes naturels, il est toutefois clair que les changements environnementaux induits par l'activité humaine surviennent souvent à une vitesse plus grande que celle des changements naturels et peuvent donc modifier rapidement la relation entre les préférences et la qualité réelle d'un habitat (Hale et Swearer, 2016; Kristan, 2003). De ce fait, la plupart des trappes écologiques mentionnées dans la littérature relèvent de perturbations causées par des activités humaines : agriculture, foresterie, introduction d'espèces exotiques, infrastructures, etc. (Hale et Swearer, 2016).

1.3 **Intensification agricole**

Parmi les écosystèmes susceptibles d'entraîner des trappes écologiques, les écosystèmes agricoles ont reçu une grande attention (Hale et Swearer, 2016). Par ailleurs, l'intensification des pratiques agricoles survenue au cours du dernier siècle dans le but de maximiser la production par unité de surface ne fait qu'accentuer les perturbations susceptibles de causer des trappes écologiques (Benton *et al.*, 2003; Donald *et al.*, 2001; Matson *et al.*, 1997). Non sans conséquences, les changements apportés aux pratiques agricoles sont nombreux : utilisation de cultures à haut rendement, simplification et augmentation de la taille des unités agricoles, mécanisation, drainage, irrigation et utilisation d'engrais chimiques et de pesticides (Benton *et al.*, 2003; Matson *et al.*, 1997; Tscharntke *et al.*, 2005). L'intensification agricole se caractérise donc par un virage des systèmes diversifiés de cultures mixtes vers de vastes systèmes spécialisés dans la production de monocultures ou de bovins, avec un plus grand apport en produits agrochimiques (Stanton *et al.*, 2018). Chez les oiseaux associés aux agroécosystèmes, l'agriculture intensive interférerait de manières directe et indirecte avec la survie et la reproduction, entre autres via la diminution des ressources alimentaires et abris disponibles, la perte et la fragmentation d'habitats et l'exposition aux pesticides (Benton *et al.*, 2002; Donald *et al.*, 2001; Stanton *et al.*, 2018).

Les types de perturbations sont nombreux sur les terres agricoles, particulièrement celles cultivées de manière intensive (par exemple, la préparation du sol, les récoltes, l'apport de produits agrochimiques, le pâturage du bétail) et temporellement imprévisibles pour les animaux. C'est pourquoi de nombreux mécanismes différents ont été mis de l'avant comme étant la source de trappes écologiques, et ce, chez divers taxons. Parmi les exemples empiriques de trappes écologiques en milieux agricoles, plusieurs sont dus à la machinerie agricole qui : i) cause la destruction des nids d'oiseaux nichant au sol ou ii) augmente leur exposition aux prédateurs (Best, 1986; Bollinger *et al.*, 1990; Shochat *et al.*, 2005; Tews *et al.*, 2013), iii) diminue considérablement la disponibilité des proies (Catry *et al.*, 2014; Touihri *et al.*, 2019) ou iv) cause la mort des individus directement par collisions (Reid *et al.*, 2010; Rotem *et al.*, 2013). L'utilisation de pesticides peut également induire divers mécanismes de trappe écologique, et a plus récemment fait l'objet d'une attention en ce sens (chez les insectes; Duchet *et al.*, 2018; Kautz et Gardiner, 2019; Vonesh et Kraus, 2009, les amphibiens; Takahashi, 2007; Vonesh et Buck, 2007, et les oiseaux; Gervais *et al.* 2003). À une plus grande échelle, les changements de configuration du paysage dus à l'intensification agricole peuvent également conduire à une sélection d'habitat non adaptative, par exemple en créant des corridors de déplacement pour les prédateurs (Morris et Gilroy, 2008; Rodenhouse et Best, 1983).

1.4 Nichoirs

Plusieurs espèces d'oiseaux nichent dans des cavités secondaires, c'est-à-dire qu'ils dépendent d'autres espèces pour en faire l'excavation. Ces cavités sont souvent rares et leur nombre peut être un facteur limitant pour les espèces dont la reproduction en dépend (Cockle *et al.*, 2010; Newton, 1994). La sélection de l'habitat de reproduction de ces espèces est donc contrainte par de grands coûts de déplacements associés à la rareté des sites de nidification, ce qui pourrait rendre ces espèces moins sélectives et plus opportunistes (Bernstein *et al.*, 1991; Chalfoun et Schmidt, 2012; Robertson *et al.* 2013).

Un outil de conservation souvent utilisé pour ces espèces d'oiseaux consiste à augmenter le nombre de sites de nidification dans l'environnement par l'installation de nichoirs. Ces cavités artificielles sont généralement associées à une diminution du risque de prédation (Nilsson, 1984; Robertson and Rendell, 1990) et à une augmentation de la taille de couvée qui peut résulter en un plus grand nombre de jeunes envolés (Norris *et al.*, 2018; Purcell *et al.*, 1997). Elles peuvent d'ailleurs être préférées aux cavités naturelles (Robertson et Rendell, 1990). Par contre, l'installation de nichoirs risque aussi d'entraîner certaines espèces à utiliser des environnements qui diffèrent de l'habitat typique de l'espèce (Demeyrier *et al.*, 2016). L'installation de nichoirs, en permettant la colonisation d'habitats qui étaient préalablement non attractifs, a le potentiel d'entraîner des individus à utiliser des habitats de mauvaise qualité et donc de créer une trappe écologique. À ce titre, les risques de trappe écologique sont potentiellement plus importants lorsque les nichoirs sont installés dans des environnements soumis à d'importantes perturbations anthropiques, comme c'est le cas des milieux agricoles.

1.5 Modèle d'étude

Dans une revue récente, Stanton *et al.* (2018) montrent que 74% des espèces d'oiseaux associés aux agroécosystèmes en Amérique du Nord ont subi un déclin entre 1966 et 2013, et que ce déclin serait particulièrement marqué chez les oiseaux qui se nourrissent d'insectes au vol. Par ailleurs, plusieurs études montrent que le déclin des insectivores aériens serait particulièrement marqué dans le Nord-Est de l'Amérique du Nord (ICOAN, 2012; Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010; Shutler *et al.*, 2012). Divers processus sont mis de l'avant pour tenter d'expliquer ce déclin généralisé. Entre autres, les pesticides liés à l'agriculture intensive pourraient affecter directement les populations d'insectivores aériens par leur toxicité, ou indirectement en modifiant la disponibilité de leurs proies (Pisa *et al.*, 2015; Rioux Paquette *et al.*, 2013; Sánchez-Bayo, 2011).

Parmi ce groupe d'insectivores aériens, on compte l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), un petit passériforme semi-colonial qui niche dans des cavités secondaires. Son habitat typique

consiste en milieux ouverts tels que les prés, champs et marais, souvent à proximité de plans ou cours d'eau utilisés pour la quête alimentaire (Winkler *et al.*, 2011). Cette espèce est toutefois flexible et peut être attirée dans des habitats préalablement non colonisés grâce à l'installation de nichoirs (Ghilain et Bélisle, 2008; Winkler *et al.*, 2011). Si quelques études se sont penchées sur l'influence des caractéristiques des cavités naturelles sur la sélection d'habitat (Edworthy *et al.*, 2018; Rendell et Robertson, 1989; Robles et Martin, 2013), il reste que les caractéristiques d'habitat associées aux préférences des individus sont peu connues.

Hivernant en Amérique Centrale, au Mexique et dans le Sud des États-Unis, les Hirondelles bicolores arrivent sur leur aire de reproduction tôt au printemps (Knight *et al.*, 2018). Les mâles arrivent généralement en premier et sélectionnent un site de nidification dont ils défendent le voisinage immédiat. Les femelles les suivent habituellement de plusieurs jours, sélectionnant un mâle défendant un site de nidification. Il arrive toutefois que les deux sexes soient observés conjointement lors de la première journée de défense d'une cavité. La sélection d'une cavité, qu'elle soit naturelle ou non, implique plusieurs entrées répétitives, son inspection et le dépôt de quelques pièces de matériel de nidification afin d'en réclamer la propriété. La construction du nid à proprement parler commence toutefois généralement plusieurs jours plus tard (Winkler *et al.*, 2011).

L'éventualité que la sélection d'un site de nidification s'éloigne d'un scénario de sélection d'habitat idéale chez une population d'Hirondelle bicolore nichant dans le Sud du Québec a entre autres été évoquée par Porlier *et al.* (2009). Ces auteurs ont montré que les individus plus diversifiés génétiquement s'établissaient plus tôt et se retrouvaient dans les paysages agricoles plus intensifs, lesquels constitueraient des habitats de qualité moindre en termes de succès reproducteur (Ghilain et Bélisle, 2008; Porlier *et al.*, 2009). Les habitats plus intensifs du système d'étude sont d'ailleurs géographiquement plus près du fleuve Saint-Laurent et de la rivière Richelieu, deux cours d'eau qui constituent possiblement des routes de migration pour les hirondelles. Porlier *et al.* (2009) suggèrent que les individus en meilleure condition s'établissent simplement dans les habitats les plus proches à leur arrivée, qui se trouvent

également à être les plus intensifs. Si tel est le cas, une trappe écologique pourrait être simplement causée par la disposition géographique des habitats plus ou moins intensifs et les coûts reliés au déplacement et à l'exploration, qui limitent l'évaluation des habitats.

1.6 Objectifs

Ce projet vise à évaluer si la sélection de site de nidification est adaptative dans une population d'Hirondelle bicolore nichant dans un réseau de 400 nichoirs répartis équitablement entre 40 fermes situées le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, Canada. Ce système d'étude offre une variabilité environnementale considérable en ce qui a trait aux types d'agriculture, ce qui pourrait permettre de déceler des patrons de sélection d'habitat autrement impossibles à identifier. La théorie derrière les trappes écologiques sera aussi bonifiée par l'identification de potentiels mécanismes par lesquels l'agriculture et l'utilisation de nichoirs peuvent mener à une sélection d'habitat non adaptative et ce, avec des mesures de préférences adéquates, une taille d'échantillon considérable et une série temporelle de 10 années (2009 à 2018).

L'approche utilisée suit le modèle suggéré par Pärt *et al.* (2007) pour étudier les trappes écologiques en se concentrant sur les décisions individuelles afin d'identifier les mécanismes potentiels de sélection de l'habitat non idéale. Cette étude comporte donc deux objectifs spécifiques :

- 1) Identifier les caractéristiques environnementales et sociales de l'habitat qui sont potentiellement utilisées par les individus pour en évaluer la qualité, et qui sont donc associées aux préférences, telles que définies par l'occupation des nichoirs et la date à laquelle des hirondelles s'y sont établies.
- 2) Déterminer si ces caractéristiques constituent de bons indicateurs de la qualité réelle de l'habitat, définie par deux composantes du succès reproducteur : (1) le nombre

d'oisillons éclos et (2) le succès d'envol. Évaluer cela séparément pour les individus qui se sont établis tôt et tard, qui diffèrent par leur structure d'âge, leur condition et leur phénologie de reproduction, afin d'évaluer s'ils éprouvent des contraintes différentes qui se traduiraient par une différence de l'adaptabilité de la sélection de l'habitat.

1.7 Hypothèses

Ma première hypothèse stipule que les caractéristiques environnementales de l'habitat éloignent d'une sélection de nichoir idéale chez l'Hirondelle bicolor en milieux agricoles, pouvant potentiellement mener à une trappe écologique à travers différents mécanismes. D'abord, les modifications du paysage résultant de l'intensification agricole conduisent à des contextes paysagers régionaux qui pourraient modifier l'attractivité des habitats. Dans le Sud du Québec, les cultures fourragères pérennes telles que le foin, la luzerne et le trèfle ainsi que les pâturages, les prairies et les friches naturelles se trouvent principalement dans des paysages plus boisés et moins ouverts. Ce type de paysage agricole de faible intensité sera nommé « cultures fourragères » dans le présent mémoire. À l'inverse, les grandes cultures en rang, dites intensives, incluant le maïs, le soya et les céréales, sont cultivées sur de grandes surfaces et offrent donc un vaste paysage ouvert, ce qui pourrait être préféré par l'Hirondelle bicolor, qui utilise ces milieux pour chasser.

Ensuite, les Hirondelles bicolores se reproduisent près des milieux humides et des plans et cours d'eau (Winkler *et al.*, 2011), et se nourrissent préférentiellement d'insectes ayant un stade de vie aquatique (Bellavance *et al.*, 2018; Michelson *et al.*, 2018) puisqu'ils constituent une nourriture de qualité pour les oisillons (Twining *et al.*, 2016, 2018). Cependant, l'intensification agricole a rendu les milieux humides rares dans le Sud du Québec (Bélangier et Grenier, 2002; Jobin *et al.*, 2003). Quant aux plans et cours d'eau, ils présentent une forte contamination par les pesticides (Giroux, 2019; Montiel-León *et al.*, 2019), ce qui pourrait affecter négativement les hirondelles soit par leur toxicité ou à travers l'appauvrissement des insectes aquatiques (Gibbons *et al.*, 2015; Hallmann *et al.*, 2014; Morrissey *et al.*, 2015).

Finalement, la disponibilité de la nourriture pourrait également être un mauvais indicateur en milieu agricole puisque les oiseaux sont contraints d'évaluer la qualité des habitats sur la base des informations disponibles au moment de la sélection de l'habitat, mais la disponibilité des insectes est modulée par une utilisation imprévisible de pesticides tout au long de la saison de reproduction (Bellavance *et al.*, 2018; Botías *et al.*, 2019; Mulé *et al.*, 2017; Pisa *et al.*, 2015; Rioux Paquette *et al.*, 2013). Ainsi, la disponibilité relative des insectes au moment de la sélection de l'habitat, c'est-à-dire de la fin avril au début mai, pourrait ne pas refléter sa disponibilité pendant la période d'approvisionnement en nourriture au nid qui se produit en juin, en particulier dans les cultures gérées de manière intensive.

Ma seconde hypothèse stipule que les caractéristiques d'habitat d'origine sociale soient associées à une sélection d'habitat idéale chez l'Hirondelle bicolore. D'abord, il a été montré que leur occupation de nichoirs diminue avec une plus grande abondance de leur principal compétiteur en milieu agricole, le Moineau domestique (*Passer domesticus*), et à proximité des bâtiments agricoles, qui leur servent de refuges et de site de nidification (Robillard *et al.*, 2013). Le fait que le Moineau domestique soit résident et ait un comportement agressif lui confère un avantage sur les espèces migratrices comme les hirondelles, qu'il peut expulser d'une cavité et même tuer (Winkler *et al.*, 2011). Une préférence potentielle des hirondelles pour les habitats avec une plus faible abondance de moineaux domestiques pourrait donc être adaptative car les interactions compétitives sont susceptibles de nuire à l'aptitude phénotypique.

Ensuite, l'Hirondelle bicolore pourrait utiliser des informations sociales provenant de conspécifiques pour évaluer la qualité de l'habitat, comme le suggère un nombre croissant d'évidences appuyant cette idée selon laquelle les hirondelles pourraient prospecter des sites de reproduction à la fin ou pendant une saison de reproduction (Ghilain et Bélisle, 2008; Lombardo, 1987; Pegan *et al.*, 2018; Robillard *et al.*, 2013). Parce que cette espèce est connue pour sa grande fidélité au site de nidification, les femelles retournant généralement dans le même site si elles y ont connu un succès au cours de la saison de reproduction précédente (Lagrange *et al.*, 2017), l'emplacement et les performances des conspécifiques observés lors de la saison de

reproduction précédente pourrait potentiellement agir comme des indicateurs de qualité fiables qui intègrent les multiples effets des facteurs environnementaux sur le succès reproducteur (Boulinier et Danchin, 1997; Valone et Templeton, 2002).

CHAPITRE 2

SÉLECTION DU NICOIR NON IDÉALE CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE EN MILIEUX AGRICOLES

2.1 Introduction de l'article

L'étude présentée dans ce chapitre porte sur la sélection de nichoirs chez une population d'Hirondelle bicolore nichant en milieux agricoles dans le sud du Québec. Plus précisément, elle vise à identifier les caractéristiques environnementales et sociales qui sont potentiellement utilisées par les individus pour évaluer la qualité des habitats, puis à déterminer si ces caractéristiques constituent de bons indicateurs de la qualité réelle de l'habitat, et ce séparément pour les individus qui se sont établis tôt et tard. Les résultats présentés permettent de dresser un portrait du processus de sélection d'habitat dans toute sa complexité chez cet insectivore aérien, une première à ma connaissance. Plus encore, plusieurs mécanismes y sont mis de l'avant pour expliquer des comportements non idéaux associés au caractère agricole du système et/ou à l'utilisation de cavités artificielles. Ces réflexions constituent une contribution importante pour l'étude des trappes écologiques pouvant être causées par des outils de conservations tels que les nichoirs.

J'ai écrit cet article en collaboration avec Marc Bélisle, Dany Garant et Fanie Pelletier. J'y ai contribué de façon majoritaire: récolte des données sur le terrain, traitement des échantillons en laboratoire, analyses statistiques et rédaction de la première version du manuscrit. Marc Bélisle a supervisé le projet et, avec Dany Garant, ils ont participé à l'élaboration de la question de recherche, à l'interprétation des résultats et à la révision du manuscrit. Avec Fanie Pelletier, ils ont également encadré et financé le projet. Cet article constitue le cœur de ce mémoire et sera soumis à la revue scientifique *Oikos*

Nonideal nest box selection by tree swallows breeding in farmlands

par

Ève Courtois, Dany Garant, Fanie Pelletier, Marc Bélisle

2.2 Abstract

Animals are expected to select a breeding habitat using cues that should reflect, directly or not, the fitness outcome of the different habitat options. However, human-induced environmental changes can alter the relationship between habitat characteristics and their fitness consequences, leading to a maladaptive behaviour. The most severe case of such nonideal habitat selection is the ecological trap, which occurs when individuals prefer to settle in poor-quality habitats while better ones are available. Here we studied the adaptiveness of nest box selection in a tree swallow (*Tachycineta bicolor*) population breeding in a network of 400 nest boxes within a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada, over a 10-year period. We first examined the effects of multiple environmental and social habitat characteristics on nest box preference to identify potential settlement cues. We then assessed the links between those cues and the habitat quality as defined by the reproductive performance of individuals that settled early and late. We found that tree swallows preferred nesting in open habitats with high cover of perennial forage crops, insect biomass in spring and density of competitors, and where the density of breeders and their mean number of fledglings were high in the previous year. We also detected many mismatches between preference and habitat quality. Food availability and agricultural landscape context, while related to preferences, did not affect breeding success. The density of competitors and conspecific social information showed more severe mismatches as their relationships to preference and breeding went in opposite direction under certain circumstances. Overall, our study shows the complexity of habitat selection behaviour and underlines the importance of considering different outcomes of behaviour adaptiveness for subsets of individuals facing different selective pressures when studying ecological traps.

Key words: ecological trap; farmland; aerial insectivore; secondary cavity nester; nest site selection; habitat preference; settlement cue; timing of settlement; habitat quality; house sparrow

2.3 Introduction

Breeding habitat selection decisions influence fitness of animals through the costs and benefits of habitat use (Hildén 1965, Martin 1998, Morris 2003). Natural selection should thus favor the evolution of adaptative behavioural responses whereby individuals preferentially use habitats that maximize their fitness (Fretwell and Lucas 1970, Hale and Swearer 2016). Because animals cannot always evaluate directly the quality of habitats in terms of fitness returns due to various constraints such as time and energy, they must often rely on cues that reflect, directly or not, the expected fitness outcome of different habitat options (Stamps 2001, Stamps and Krishnan 2005, Robertson and Hutto 2006). Those cues include habitat characteristics that either come from personal observation of environments (e.g., landscape features, Bollinger 1995, Hollander et al. 2011; food availability, Burke and Nol 1998), from personal performance in a given environment (Switzer 1997, Lagrange et al. 2017) or from the behaviour or performance of other individuals from the same or different species (Mönkkönen et al. 1999, Doligez 2002, Pärt et al. 2011). Social information likely integrates the effect of many environmental factors on expected breeding success via their effects on the distribution and performance of conspecifics and heterospecifics (Doligez et al. 2003). It can be gathered by prospecting behaviour during or at the end of a breeding event so to be used in future reproduction and is thought to be a reliable settlement cue if habitat quality is sufficiently predictable (Boulinier and Danchin 1997, Valone and Templeton 2002, Doligez et al. 2003).

Whichever cues are used, there will necessarily be a temporal gap between the time of habitat selection and the time of breeding, making individuals vulnerable to perturbations that alter habitat predictability (Kristan 2003, Gilroy and Sutherland 2007). Rapid environmental changes, notably human-induced ones, can create a mismatch between the preferences for some habitat characteristics and the fitness outcome of such preferences (Schlaepfer et al. 2002, Robertson and Hutto 2006). Ecological traps arise from such a mismatch and occur when poor-quality habitats are preferred although better ones are available (Schlaepfer et al. 2002, Battin 2004, Pärt et al. 2007). Ecological traps can result from various mechanisms affecting either the

attractiveness of habitats, their actual quality or both (Robertson et al. 2013). The consequences of ecological traps on population dynamics depend on the severity of the trap, which in turn varies according to the proportion of poor-quality habitats, their relative attractiveness and the intensity of their fitness costs (Delibes et al. 2001, Hale et al. 2015). Maladaptive habitat selection is thus a continuum, with the most severe cases being attractive sink habitats that could drive population decline and extirpation (Delibes et al. 2001, Battin 2004, Pärt et al. 2007).

Among anthropogenically perturbed ecosystems susceptible to creating ecological traps, farmlands have received much attention (Hale and Swearer 2016). Because farmland perturbations are numerous and diversified, as well as temporally unpredictable (e.g. crop rotation, soil preparation, harvest, agrochemicals inputs, livestock grazing), many different mechanisms implying a drastic decrease in fitness have been found to trap various taxa into making bad habitat choices. For example, agricultural practices involving machinery can destroy nests of ground-nesting birds or expose them to predators (Bollinger et al. 1990, Perlut et al. 2006), decrease prey availability (Catry et al. 2014, Touihri et al. 2019), directly kill individuals or expose them to predators (Reid et al. 2010, Rotem et al. 2013). Pesticide use also has the potential to induce various ecological trapping mechanisms, and has more recently received attention in that sense (insects: Vonesh and Kraus 2009, Duchet et al. 2018, Kautz and Gardiner 2019; amphibians: Takahashi 2007, Vonesh and Buck 2007; birds: Gervais et al. 2003). Pesticides have been shown to affect non-target wildlife both directly via lethal or sublethal toxicity (Walker 2003, Mitra et al. 2011, Eng et al. 2019) and indirectly, for instance via trophic effects (e.g. decrease in prey quantity and/or quality) or habitat modifications following the use of herbicides (Boatman et al. 2004, Morris et al. 2005, Gibbons et al. 2015). On a broader scale, changes in landscape structure (i.e., composition and configuration) arising from agricultural intensification can also lead to maladaptive habitat selection, for example by creating linear habitats used as travel corridors by predators (Rodenhouse and Best 1983, Morris and Gilroy 2008).

Animals that rely on rare habitat resources could be less selective and more opportunistic when they find them, and hence, more vulnerable to ecological trapping (Chalfoun and Schmidt 2012, Robertson et al. 2013). For instance, this may be the case for bird species that nest in tree cavities but cannot excavate their own holes (i.e., secondary cavity nesters), because natural cavities are often limited in numbers, and since artificial ones can be provided with the potential consequence of attracting birds into novel breeding habitats (Holt and Martin 1997, Newton 1998, Maicas et al. 2012). Indeed, the installation of nest boxes is a widely used conservation approach that is often promoted, supported or used by conservation organizations, even in habitats with important anthropogenic perturbations such as agroecosystems (Cornell Lab of Ornithology 2020). In that context, the identification of settlement cues used by secondary cavity nesters is crucial in order to search for and understand potential mechanisms of maladaptive habitat selection caused by the provision of artificial nesting sites in farmlands (Mänd et al. 2005, Gilroy and Sutherland 2007).

Here we studied the adaptiveness of nest box selection within a tree swallow (*Tachycineta bicolor*) population breeding in a network of 400 nest boxes installed in a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada, over a 10-year period. More specifically, we examined the links between habitat characteristics, nest box preference and reproductive success with respect to the timing of settlement. Tree swallows are small migratory passerines that feed on insects in flight. They breed all over North America but, as many other aerial insectivores, have been declining over large portions of their breeding range, especially the north-eastern part (Nebel et al. 2010, Shutler et al. 2012, Michel et al. 2016). As an obligate secondary cavity nester, this semi-colonial species readily uses nest boxes. Although it is known to breed within or on the edge of patches of open natural habitats, especially near wetlands or open water, it can also be attracted by the installation of proper nest boxes to various types of anthropogenic landscapes offering open habitat, including intensively managed row crops (Ghilain and Bélisle 2008, Winkler et al. 2011). Despite the fact that it is a well-studied bird species (Jones 2003), little is known about the habitat features associated with their nesting site preference and the fitness outcome associated with these preferences, especially in agroecosystems.

We first hypothesized that environmental cues such as landscape context and food availability led to nonideal breeding habitat selection for tree swallows in farmlands. For instance, the land use modifications resulting from agricultural intensification create regional-scale landscape contexts that could differentially affect habitats attractiveness. Such a change in preference may occur especially in southern Québec where low-intensity agriculture such as forage crops (e.g., hay, alfalfa and clover), pastures and natural grasslands, which represent high quality habitats for swallows, are mostly found in more forested and less open landscapes, as opposed to intensively managed areas for row crops (Bélanger and Grenier 2002). Moreover, tree swallows are known to breed near wetlands or open water (Winkler et al. 2011), and to forage preferentially on insects with an aquatic life stage (Bellavance et al. 2018, Michelson et al. 2018) that likely constitute higher quality food for nestlings (Twining et al. 2016, 2018). However, agricultural intensification has made non-crop habitats, such as wetlands, very rare in many agricultural regions, including southern Québec (Bélanger and Grenier 2002, Benton et al. 2003, Jobin et al. 2003). As for surface waters, they often show high contamination by pesticides (e.g., Giroux 2019, Montiel-León et al. 2019), which might negatively affect breeding swallows either directly through toxic effects or indirectly via the depletion of aquatic insects (Hallmann et al. 2014, Gibbons et al. 2015, Morrissey et al. 2015). Food availability could also be a misleading cue in farmlands since migratory birds are often constrained to assess the quality of habitats based on the information available in a short time period following their arrival on the breeding grounds, while insect prey availability and quality can be modulated by an unpredictable use of pesticides in both space and time (Rioux Paquette et al. 2013, Pisa et al. 2015, Mulé et al. 2017, Botías et al. 2019). Thus, the relative insect availability experienced by tree swallows across habitats during nest site selection and territory establishment, that is from late April through early May in southern Québec, may not reflect the relative availability arising during the nestling food provisioning period, which occurs in June, especially in intensively managed croplands.

Second, we hypothesized that both hetero- and conspecific social information provided reliable cues of habitat quality for tree swallows breeding in agroecosystems. For instance, nest box occupancy by tree swallows has been shown to decline with higher densities of their main

competitor for nest sites in farmlands, the house sparrow (*Passer domesticus*); an effect that decreased with the nearest distance to agricultural buildings, which act as refuges and nesting sites for sparrows (Robillard et al. 2013). Since house sparrows are resident and show aggressive behaviour, they have a certain advantage over migrant species like swallows, which they can evict and kill (Winkler et al. 2011). A preference for habitats with lower house sparrow densities may thus prove to be adaptive since competitive interactions can strongly impair fitness. Moreover, tree swallows could be using conspecific social information to assess habitat quality, as suggested by a growing body of evidence supporting the idea that individuals could prospect breeding sites during or following reproduction (Lombardo 1987, Ghilain and Bélisle 2008, Robillard et al. 2013, Ringhofer and Hasegawa 2014, Pegan et al. 2018). Tree swallows are known for their relatively high nest site fidelity, as females usually return to the same site if they experienced success in the previous breeding season, and disperse otherwise (Lagrange et al. 2017). As a result, cues associated to both the location and breeding performance of conspecifics collected in the previous or current breeding season could potentially act as reliable information that integrates multiple effects of environmental factors on breeding success (Boulinier and Danchin 1997, Valone and Templeton 2002).

Our approach follows the two-steps model suggested by Pärt et al. (2007) to study ecological traps by focusing on individual selection decisions in order to identify potential mechanisms of nonideal habitat selection. First, we identified potential cues used by tree swallows for nest box selection by determining which environmental and social habitat characteristics were associated to preference as determined by nest box occupancy and settlement date. Second, we tested if these cues were good predictors of habitat quality as defined by two components of reproductive success: (1) number of hatchlings and (2) fledgling success. We further analyzed the relationship between habitat characteristics and reproductive success separately for early and late settlers, who differ in their age structure, body condition and breeding phenology (Møller 1994, Lozano et al. 1996, Porlier et al. 2009), in order to assess whether they experience different constraints that would translate into differential habitat selection adaptiveness.

To determine if settlement decisions deviate from an ideal habitat selection, we compared the relationships linking habitat characteristics to habitat preference and reproductive success. Specifically, if the relationship between habitat preference and a given habitat characteristic was qualitatively similar to the one linking breeding success to that characteristic, we concluded to a case of ideal settlement decision. We identified nonideal decisions when there was a mismatch or uncoupling between those two relationships. For example, a characteristic that was preferred but unrelated to reproductive success suggested a case of nonideal selection. Alternatively, a characteristic that was not preferred but did influence fitness also suggested a nonideal habitat selection ('equal-preference trap'; Robertson and Hutto 2006). Lastly, if both relationships went in opposite directions, habitat selection was considered even more maladaptive, and potentially indicating an ecological trap (Pärt et al. 2007).

2.4 Methods

2.4.1. Study area

The study area included 40 farms distributed along a gradient of agricultural intensification covering approximately 10 200 km² in southern Québec, Canada (Fig. 3). The eastern part of the system was dominated by forests and low-intensity agricultural fields of hay, alfalfa and clover, along with pastures and rare natural grasslands, henceforth referred to as “forage crops”. Most of these cultures are sown every 7 to 10 years, thus offering a permanent cover that greens up in early spring, as opposed to intensive cultures (i.e., annual row crops mainly composed of corn, soybean and wheat) that dominate the western part of the study system. Each farm included 10 identical nest boxes mostly arranged in a row along field margins and separated by at least 50 meters to limit intra and interspecific competition (see Ghilain and Bélisle 2008 for further details on the study system). A ThermoChron iButton device was fixed on the outside of one nest box on each farm to record hourly ambient temperature (model DS1922L; Embedded Data Systems, Lawrenceburg, Kentucky, USA). A pluviometer collected precipitation data (millimeters of rainfall) on each farm. We used the mean daily temperature, which was

correlated with maximum and minimum daily temperature ($r = 0.89$ and $r = 0.66$) and mean daily rainfall between May 1 and May 15 to characterize spring climate. This time window was chosen to represent the period during which swallows are actively selecting nesting sites; 95% of nest boxes that hosted a laying event contained nesting material by May 15 and only 10% of laying events occurred before this date.

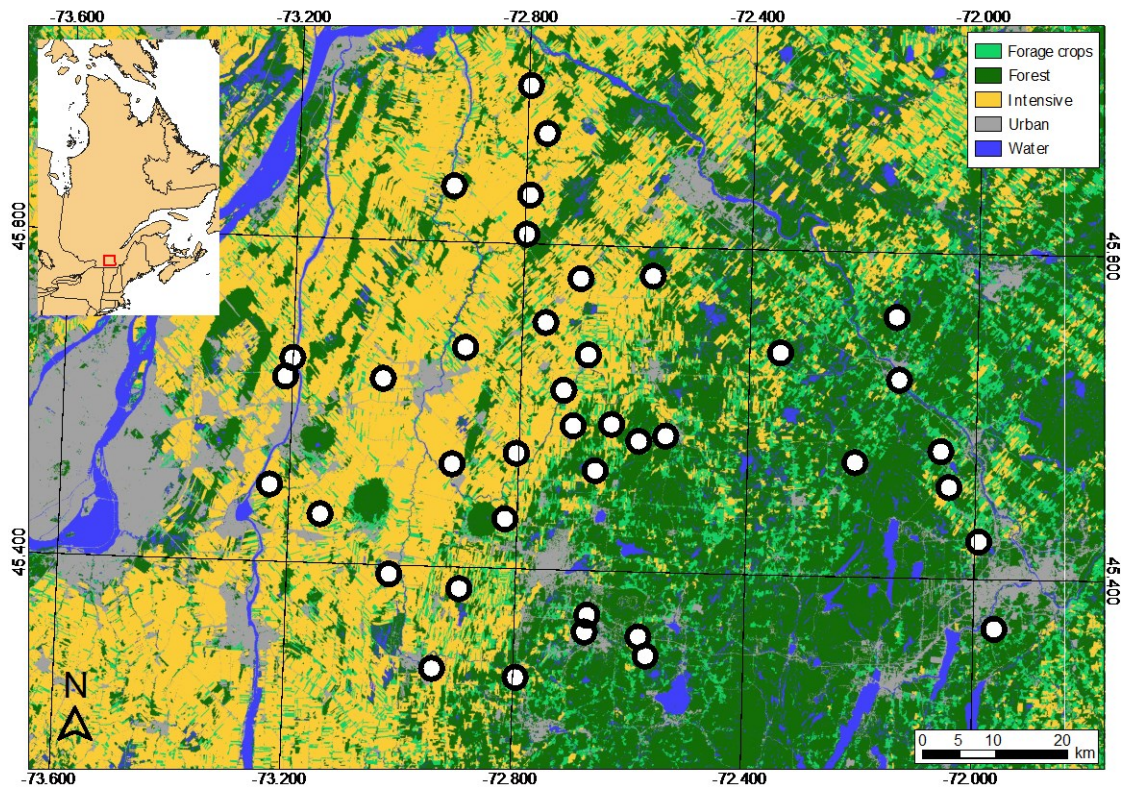


Figure 3. Distribution of the 40 farms in southern Québec, Canada, where nest box preference and breeding ecology of tree swallows were monitored between 2009 and 2018 along a gradient of agricultural intensification.

Land cover types are based on a mosaic of classified satellite images (Agriculture and Agri-Food Canada 2013). The study system is characterized by a gradient of intensive agriculture in the West (yellow) which shifts to a less intensive and more forested landscape in the East (light and dark green). Each farm is represented by a circle.

2.4.2. Nest monitoring

We monitored nest boxes every other day from 2009 to 2018 starting in early May. We recorded the occurrence of nest materials, laying date (first egg), clutch size, number of hatchlings, number of fledglings and their fledging date. Only the first breeding attempts of each box were kept for the analyses because second clutches are rare (11% of all tree swallows' breeding attempts between 2009 and 2018) and often result from clutch failure. This focus also allowed us to reduce the potential bias that could arise from individuals choosing a nest box that already contained a nest (as in Mingju et al. 2019). Monitoring ended when all nestlings had fledged on a given farm. Nest boxes were cleared of any nest material and dead nestling every year in October.

2.4.3. Preference

Preference for a resource type is the likelihood of it being chosen if offered among equally available options (Johnson 1980), and thus should ideally be assessed by choice experiments (Robertson and Hutto 2006). However, such an approach would have been unrealistic in our case considering our large-scale system, yearly variation, and the variety of continuous habitat characteristics we tested. We thus evaluated preference using two commonly used surrogates that reflect the behavioural process of habitat selection, that is occupancy and settlement pattern (Robertson and Hutto 2006). Preference for each nest box was estimated for each year according to the occurrence of a laying event (at least one tree swallow egg laid) and settlement date (Julian date at which nesting material was first observed). However, because some early establishment dates were left-censored, i.e., some boxes already contained nest material at the first visit (45% of all boxes), establishment dates were classified as either “early” or “late” with respect to the annual median establishment date. The category “early” included boxes with settlement dates preceding or equal to the annual median, which comprised nearly all (91.3%) left-censored dates. Overall, the average difference between the annual mean settlement dates categorized as “early” and “late” was 10.4 ± 2.9 days (mean \pm SD). Nest boxes occupied by other species were

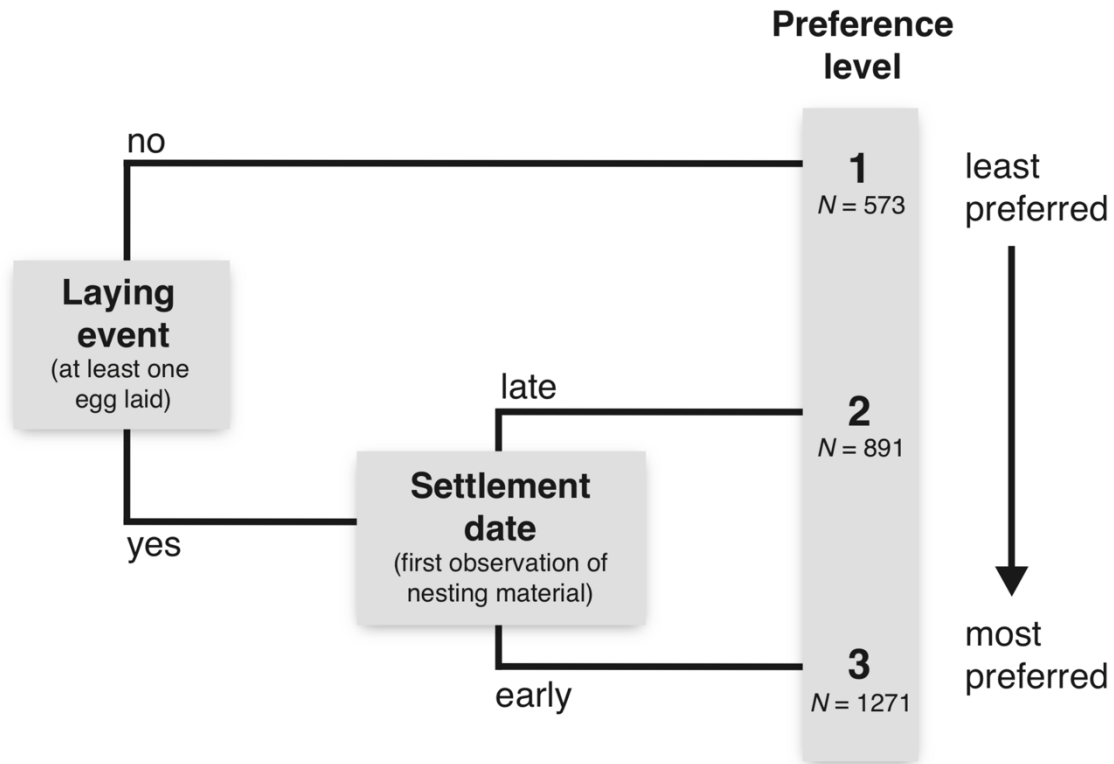


Figure 4. Decision tree leading to the classification of tree swallow’s nest boxes in order of preference according to the presence of a laying event and the settlement date.

Sample sizes (N) are presented for each category of preference for 400 nest boxes between 2009 and 2018, for a total of 2735 observations.

excluded ($N = 964$ boxes between 2009 and 2018). The ordinal preference variable featured three categories ranging from least preferred (nest box hosting no laying event during the season) to most preferred nest boxes (early establishment and receiving at least 1 egg; Fig. 4).

2.4.4. Habitat quality

Habitat quality was defined with respect to the fitness outcome resulting from the use of a nest site, as suggested by Johnson (2007). We used two proxies of reproductive success that, when combined, result into the number of fledglings produced during a breeding event, namely (1)

the number of hatchlings produced and (2) the proportion of hatchlings that successfully fledged (i.e., fledging success).

Both the number of hatchlings and the fledging success were analyzed separately for breeding attempts of individuals that settled early and late (as defined in Fig. 4), hereafter called early and late settlers, for multiple reasons. First, we know that tree swallows' breeding success declines during the course of the season (Winkler and Allen 1996, Ghilain and Bélisle 2008, Millet et al. 2015), and that decline occurs mostly between hatching and fledging (Millet et al. 2015). Because the timing of nest initiation was positively correlated with the date at which the first egg was laid ($r = 0.49$), late settlers should have a lower breeding success. Early and late settlers likely experience different constraints because factors that are susceptible to influence breeding performance (e.g., parasitism, food availability or parent condition) may vary seasonally (Grüebler and Naef-Daenzer 2010, Daoust et al. 2012, Rioux Paquette et al. 2013). Second, in migratory birds, early arriving individuals are usually more experienced and in better conditions (Francis and Cooke 1986, Møller 1994, 2003, Lozano et al. 1996). Separating the effects of habitat characteristics on the breeding performance of early and late settlers hence allowed us to investigate, to some extent, the potential effects of age and body condition on the adaptiveness of nest site selection. In our system, individuals that established late are younger (27% of females are second-year, versus 11% in early settlers; G -test, $p < 0.001$), and thus less experienced. Previous analyses also showed that late settlers are less genetically diversified (i.e., show higher internal relatedness) and have a lighter body mass than older birds that tend to arrive earlier from migration in our system (Porlier et al. 2009). Finally, the breeding attempts of late settlers are more likely to include undetected second clutches, i.e., replacement clutches laid in different nest boxes after a failure, which implies that some adults may have already invested energy in a first clutch and therefore be more limited for their second breeding attempt (Rooneem and Robertson 1997).

Although previous studies found that the age of female tree swallows influences their breeding performance (De Steven 1978, Stutchbury and Robertson 1988, Rioux Paquette et al. 2014) and

dispersal behaviour (Winkler et al. 2004, Lagrange et al. 2017), we could not directly investigate this effect due to the imbalance of age classes (second-year versus after second-year) within our dataset, leading to a lack of coverage over the sampling space defined by all predictors as well as to precision and model convergence issues.

2.4.5. Habitat characteristics

We investigated the effects of several habitat characteristics on nest box preference and reproductive success. These variables were selected based on the breeding ecology of tree swallows and included habitat characteristics describing landscape context, food availability and both hetero- and conspecific social information (see justifications in Table 1).

2.4.5.1 *Landscape context*

We characterized landscape habitat composition by measuring the relative cover of forest, perennial forage crops, as well as of water bodies and wetlands, within radii of 50, 100, 200, 300, 400, 500, 1,000, 5,000, 10,000, and 20,000 m around each nest box. We assessed landscape habitat composition up to the 500-m scale on a yearly basis in the field by visually identifying cultures and marginal habitats and delineating them using orthophotos (1:40,000). Characterization beyond the 500-m scale was based on a mosaic of yearly georeferenced classified optical and radar satellite images taken between 2011 and 2018 (pixel resolution 30 m \times 30 m; Agriculture and Agri-Food Canada 2018). Only the year 2018 was used to assess water cover at the above range of scales because it showed better accuracy and water cover should not vary significantly across years (Agriculture and Agri-Food Canada 2018).

In order to use the spatial scale most representative of tree swallows' habitat selection behaviour regarding each land cover type, we performed a preference analysis (see Statistical Analysis section) with candidate models including all control predictors of habitat preference used in further analyses (see Table 1) with focal land cover type at varying spatial scales. We then

compared models on the basis of the second-order Akaike's information criterion (AICc; Burnham and Anderson 2002). For forest, the 100-m spatial scale clearly had the lowest AICc score ($w = 0.99$, Fig. S1a). For forage crops, all scales below 500 m were equivalent (Delta AICc < 1 , Burnham and Anderson 2002) and highly correlated (r between 0.71 and 0.97) so we used 500 m radii to be consistent with other studies on our system (Fig. S1b). We considered the interaction between forest cover at 500 m and forage crops at 500 m because the former was highly inversely correlated with total agricultural land use, and thus open habitat ($r = -0.92$, $N = 400$ nest boxes on 40 farms for 10 years). This interaction allowed us to capture the complexity of landscape contexts specific to the study system by discriminating the influence of forage crops in open versus forested landscapes. Given that tree swallows' nest site selection also seemed to respond (yet to a lesser extent) to forage crops at the 5-km scale (Fig. S1), and that previous studies on our system found an effect of forage crops on breeding success at that scale (Ghilain and Bélisle 2008, Porlier et al. 2009, Daoust et al. 2012), we decided to rerun all analyses with forage crops and forest measured at the 5-km scale. For water bodies and wetlands, two spatial scales stood out, namely the 2 km and 10 km radii. We used the one with lower AICc score, that is the 10-km scale ($w = 0.20$, Fig. S1c).

2.4.5.2 Food availability

Two passive insect traps were installed on each farm around the first and second third of the nest box transect. Traps consisted of ~4-L yellow buckets placed 1.5 m above ground. They were filled with ~2 L of salty detergent solution to reduce surface tension and slow the growth of bacteria and fungi. Two plexiglass screens were mounted perpendicularly to one another above each bucket to intercept flying insects (see Bellavance et al. (2018) for details). We collected the content of each trap on every visit to a farm (i.e., every other day) and conserved the arthropods in 70% ethanol until processing. We sorted samples by removing arthropods unlikely to be preyed upon by tree swallows (i.e., bumble bees (*Bombus* spp.: Hymenoptera), June bugs (*Phyllophaga* spp.: Coleoptera), big spiders (Araneae, > 0.5 cm body width), and caterpillars (Lepidoptera); Bellavance et al. 2018). The rest of the sample was dried at 50°C for

at least 48 hours before being weighed (Adam Equipment, model AAA250L, ± 0.0001 g). The mean daily dry biomass of arthropods collected between May 1 and May 15 was used as a proxy of yearly food availability on a given farm at the time of nest site selection in further analyses. We compared the average daily insect biomass collected during this period with that collected during the nestling period, defined by the farm's yearly average hatching date and the following 12 days (yearly mean hatching date on the system was used for farms with no nestlings). The correlation between the insect biomass of the two periods was then calculated for each farm in order to assess within-season predictability of this food resource.

Table 1. Justification of the explanatory variables used to assess the determinants of habitat preference and their impact on the reproductive success of tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

Explanatory variable	Type	Abbreviation	Justification
% Forest within 100 m of nest box	Landscape	Forest 100 m	Tree swallows settle first in nest sites far from forest edges to avoid interspecific competition and maximize flight area (Rendell and Robertson 1990).
% Forage crops within 500 m of nest box		Forage crops 500 m	Nest box occupancy decreases with intensive cultures, while both number of fledglings and fledging probability increase with forage crops (Ghilain and Bélisle 2008).
Interaction % Forest within 500 m or 5 km × % Forage crops within 500 m or 5 km of nest box		Forest 500 m or 5 km × Forage crops 500 m or 5 km	Our study system displays a large range of agricultural contexts; the effect of forage crops may vary according to the overall openness of the landscape, and thus the amount of alternative open habitats and their connectivity (Mysterud and Ims 1998).
% Water + wetlands within 10 km of nest box		Water 10 km	Tree swallows are known to breed near water and wetlands over which they forage for insects of better nutritional quality (Winkler et al. 2011, Twining et al. 2016, 2018, Bellavance et al. 2018).
Mean spring insect dry biomass on farm (g/day)	Food	Insects	Tree swallows forage near nesting site during food provisioning (McCarty and Winkler 1999a) and flying insect availability influence multiple reproductive success components (McCarty and Winkler 1999b, Nooker et al. 2005).
Density of house sparrows on farm (no. nest boxes occupied)	Heterospecific social information	Competitor density	Tree swallow occupancy is negatively associated with house sparrow abundance, likely because of competition for nesting sites (Robillard et al. 2013).
Density of tree swallows on farm (no. nest boxes occupied) in the previous year	Conspecific social information	Density @ <i>t</i> -1	Individuals may be attracted to breed in aggregation (conspecific attraction). Density of breeders in the previous year could influence settlement decisions (Pärt et al. 2011; Lagrange et al. 2017).
Mean no. fledglings on farm in the previous year		Success @ <i>t</i> -1	Individuals may use previous year breeding success cues at the farm or nest box level to guide settlement decisions (Ghilain and Bélisle 2008; Robillard et al. 2013; Lagrange et al. 2017).
Mean spring temperature on farm (°C)	Control		Higher spring temperatures are associated with earlier timing of breeding (Dunn and Winkler 1999, Bourret et al. 2015).
Mean spring precipitations on farm (mm)			Higher precipitations reduce insect and bird activity (Robbins 1981, Cox et al. 2019).
Longitude of nest box			Tree swallows settle earlier in the west, possibly because they use the St. Lawrence River and some of its main tributaries as migratory routes (Porlier et al. 2009).
Latitude of nest box			Tree swallows arrive in the system by the south, and breeding phenology is known to depend on latitude in our study system (Bourret et al. 2015).

2.4.5.3 *Heterospecific social information*

We evaluated the use of heterospecific social information through nest box occupancy of tree swallow's main competitor in our system, i.e. house sparrows, which typically initiate breeding before swallows have returned from their wintering grounds (Robillard et al. 2013). Occupancy was determined by the presence of at least one house sparrow egg, and only first clutches observed in each box were included since a nest box is rarely used by another species once house sparrows have built a nest therein.

2.4.5.4 *Conspecific social information*

We defined two sources of social information regarding the future breeding success that an individual could expect to experience on a given farm: the density of tree swallows that bred on a farm during the previous year and the mean number of fledglings obtained by those breeders (Lagrange et al. 2017). This information can be collected directly by an individual breeding on the farm during the previous year, or by prospecting individuals that explored habitats either during or after the previous breeding season. We worked at the farm level because Lagrange et al. (2014) found that fidelity was high at this scale: the probability of a female breeding on the same farm for two consecutive years varied between 70% and 94% depending on the occurrence of a dispersal event the year before. However, while we found that the probability of a female reproducing in the same nest box for two consecutive years between 2009 and 2018 was only 5%. This suggests that a significant component of habitat selection occurs at the farm rather than nest box level.

2.4.6. Statistical analyses

All analyses were performed in the R environment (v. 3.5.3, R core team 2019).

2.4.6.1 *Habitat predictability*

For cues to provide information about the expected breeding success of a given nesting site, they must show some correlation in time (Doligez et al. 2003). We thus assessed the between-year predictability of habitats characteristics by determining the correlation between the current and previous year values of habitat characteristics of the 400 nest boxes. For the year 2010 to 2018, we computed the Pearson's correlation coefficient. We then used the mean of those annual correlation coefficients and the standard deviation to assess between-year predictability of every habitat characteristics studied, except water bodies and wetlands for which we only used the data from 2018.

2.4.6.2 *Preference*

Ordinal logistic regression was used to model the preference for nest boxes with the *ordinal* package (v. 4-25, Christensen 2019) using a three-category ordinal response variable based on nest box occupancy and settlement date (Fig. 4). The proportional odds assumption, which states that the coefficient of each predictor should be constant between all pairs of response categories, was found to hold according to the graphical approach suggested by Harrell (2015). We built a series of models that included all combinations of the groups of variables that characterized landscape context, food availability, and both hetero- and conspecific social information, as described and justified in Table 1. All models also included variables controlling for geographical position (latitude and longitude) and spring weather. See Table S1 for the list of candidate models. We found no evidence of problematic multicollinearity among predictors as variance inflation factors (VIFs) were all below three (Zuur et al. 2009). See Fig. S2 for the matrix of correlations of all predictors. Predictors were standardized (zero mean, unit variance). Random effects included nest box, farm and year identity. We compared models based on AICc with the *AICcmodavg* package (v 2.2-2, Mazerolle 2019). Because the weight of evidence of the best model for this analysis was strong ($w = 0.88$), we decided to base our inferences of nest box preference on that single model (see Table S2 for results of model selection).

2.4.6.3 *Habitat quality*

All analyses of the determinants of breeding success were performed with the *glmmTMB* package (v. 0.2.3, Brooks et al. 2019). We compared the same list of candidate models used for the preference analysis (Table S1) based on AICc in order to assess if the determinants of nest box preference are linked to breeding performance. Because no one model clearly stood out above others, we performed multimodel inference for generating predictions (and unconditional 95% confidence intervals) following Burnham and Anderson (2002). We tested for zero-inflation of both the number of hatchlings and fledging success using the *DHARMA* package (Hartig 2019).

Number of hatchlings was modeled with zero-inflated generalized linear mixed models (GLMM) using a generalized Poisson distribution with a log link function for the conditional model and a logit link function for the zero-inflated model (Brooks et al. 2019). Both the conditional and zero-inflated models contained the same fixed effects, but not the same random effects. Indeed, we added the identity of the combination of year and farm as a random effect in the zero-inflated model to account for sporadic events that can occur on a farm and lead to the failure of nearly all clutches, and that we may have not detected or measured (e.g., disturbance by a predator causing the birds to abandon their clutch). Also, because of convergence issues, we could not keep all random effects and removed those that accounted for very little variance (i.e. < 0.01 % of the variance explained by random effects). We thus removed the year in the early settlers' conditional model and both nest box and farm identity in the zero-inflation model. For late settlers, we had to remove farm identity in the conditional and zero-inflation models along with year identity in the zero-inflation model to reach full convergence. Those changes did not affect the magnitude nor the precision of the parameter estimates. We modeled fledging success as a proportion of hatchlings having successfully fledged with generalized linear mixed models using a binomial error distribution and logit link function. Random effects included nest box, farm and year identity.

2.5 Results

Habitat characteristics were generally predictable between years. Predictability was especially high for the cover of forest within 100 and 500 m (0.96 ± 0.04 and 0.99 ± 0.01 , mean annual correlation coefficient between current and previous year value \pm SD), the cover of forage crops within 500 m (0.91 ± 0.10), house sparrow density (0.85 ± 0.04) and tree swallow density (0.85 ± 0.03). Predictability was moderate for the spring insect biomass (0.41 ± 0.22) and the mean number of fledglings on a farm (0.25 ± 0.15). Finally, we found that the predictability of insect biomass between the time of habitat selection and nestling food provisioning was low ($r = 0.29 \pm 0.34$, mean of all 40 farms \pm SD) and highly spatially variable (ranging from $r = -0.45$ to $r = 0.89$ depending on farms).

2.5.1. Preference

On average $64.3\% \pm 7.5$ (mean \pm SD) of our 400 nest boxes were annually occupied by tree swallows, $16.6\% \pm 6.4$ by house sparrows and $2.3\% \pm 1.5$ by other bird species (i.e., house wren (*Troglodytes aedon*), eastern bluebird (*Sialia sialis*) and black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*)). Each year on average $12.7\% \pm 3.1$ nest boxes received nesting material but no laying event, while 6.8 ± 2.5 stayed empty of nesting material throughout the season.

In order to identify potential cues used by tree swallows for nest box selection, we analyzed the relationship between multiple habitat characteristics and a preference proxy based on both the occupancy and the date of establishment of nest boxes (Fig. 4), while controlling for spring weather and geographical position. Preference for a nest box was deemed to increase with the likelihood that it was occupied early and led to a laying event. The significant effects that we detected do not necessarily imply a causal link and could potentially be caused by other factors that were not measured and that were correlated with our variables.

We found a relationship to preference for almost all of the habitat characteristics describing either the landscape context, food availability and both hetero- and conspecific social information (Table 2). Regarding landscape composition, preference decreased with forest cover within a 100-m radius. The probability of tree swallows laying in highly forested habitats was indeed very low (Fig. 5a). The effect of the cover of forage crops within 500 m depended on forest cover within 500 m (Fig. 5b), and the same pattern was found when both forage crops and forest were measured at the 5-km scale (Fig. S3). Individuals preferred nest boxes surrounded by high proportions of forage crops in poorly forested landscapes. The opposite was observed when forest covered reached $\geq 50\%$ of the measured area: individuals preferred landscapes where open areas were dominated by row crops. The amount of wetlands and open water within 10 km was the only landscape composition variable we considered for which we found no relationship to nest box preference (Table 2). As expected, nest box preference increased with spring food availability (Fig. 5c). Surprisingly, preference also increased with the density of swallows' main competitor, the house sparrow (Fig. 5d). However, because we estimated settlement dates based on the sole observation of nest material, we cannot be certain that nest was initiated by tree swallows rather than another species (e.g., house sparrow), in which case our estimation of tree swallow settlement date would be biased. We thus investigated further by classifying early and late settlements using the tree swallow laying date rather than nest initiation date as a cutoff. Because the preference still increased with density of house sparrow, we are confident that this effect is not an artifact of nest building being initiated by house sparrow. As for conspecific social information, preference increased with both the density of breeding tree swallows on a farm and their reproductive performance in the previous year (Fig. 5e-f).

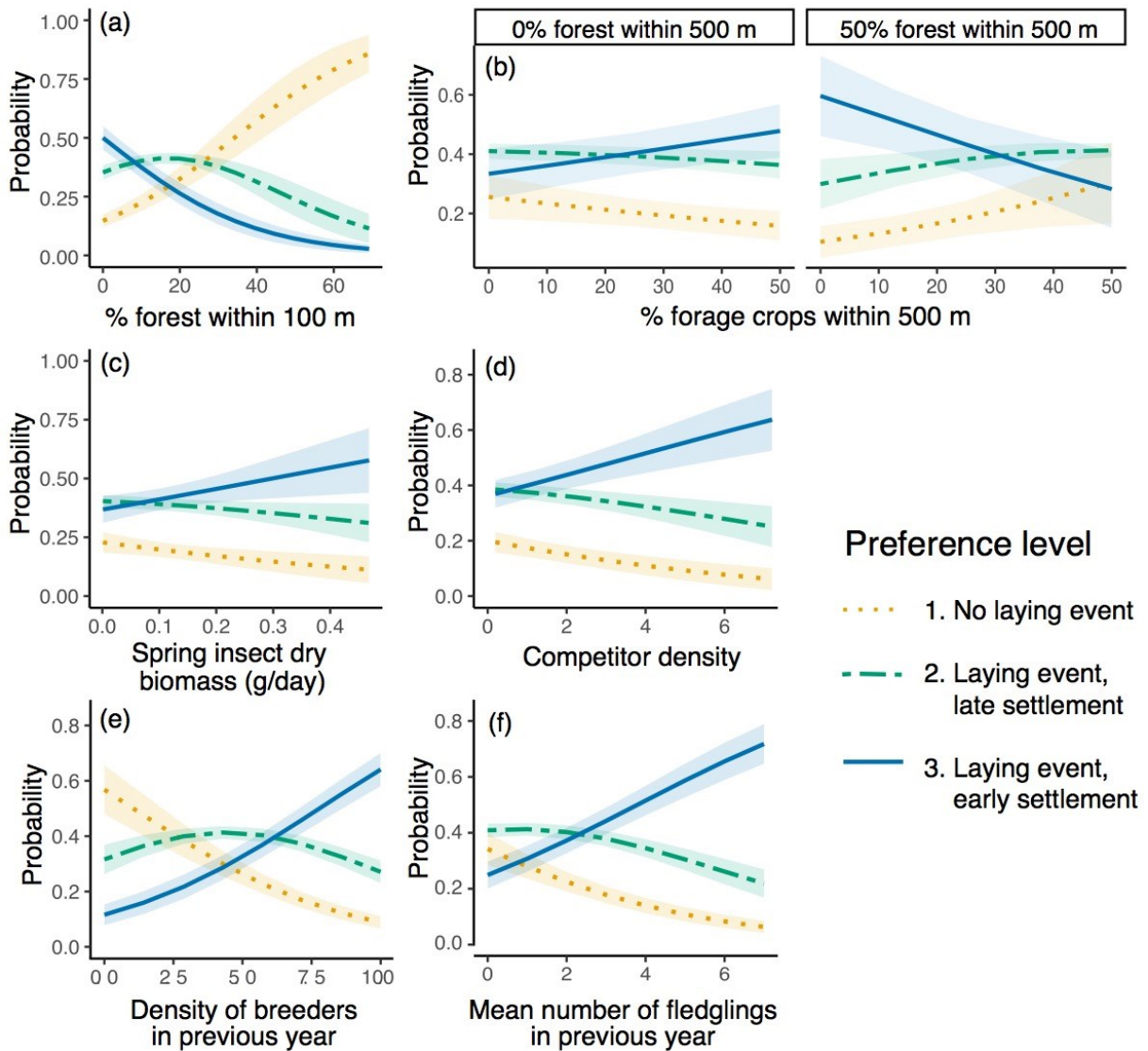


Figure 5. Predicted probabilities of a tree swallow nest box being classified in preference level 1, 2 or 3 (as defined in Fig. 4) in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, as a function of a) forest cover near nest box, b) cover of perennial forage crops and openness of landscape, c) food availability in spring, d) competitor density, e) density of breeders on a farm in the previous year and f) mean performance of breeders (number of fledglings) in the previous year.

Inference was based on an ordinal mixed logistic regression (model #16 in Table S1). See Table S2 for details on model selection. Other variables in the model were kept at their average value. Shaded areas represent 95% confidence intervals. $N = 2915$ potential breeding attempts along 10 years on 40 farms.

Table 2. Determinants of nest box preference in tree swallows and their effect on the reproductive success of early and late settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

Explanatory variable	Estimate (95% confidence interval)						
	Preference <i>N</i> = 2915	Number of hatchlings				Fledging success	
		Early settlers <i>N</i> = 1268		Late settlers <i>N</i> = 891		Early settlers <i>N</i> = 953	Late settlers <i>N</i> = 644
		Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated		
Forest 100 m	-0.60 (-0.73, -0.48)						-0.45 (-0.69, -0.21)
Forest 500 m	0.03 (-0.18, 0.24)						-0.25 (-0.58, 0.08)
Forage crops 500 m	-0.03 (-0.22, 0.16)						-0.16 (-0.47, 0.16)
Forest 500 m × Forage crops 500 m	-0.30 (-0.49, -0.11)						-0.15 (-0.46, 0.16)
Water 10 km	-0.04 (-0.30, 0.21)						-0.11 (-0.51, 0.29)
Insect biomass	0.13 (0.02, 0.24)						
Competitor density	0.25 (0.13, 0.36)	-0.01 (-0.03, 0.01)	0.20 (0.01, 0.39)				
Density @ t-1	0.69 (0.56, 0.82)	0.02 (0.00, 0.04)	-0.16 (-0.36, 0.03)	0.02 (0.00, 0.04)	-0.10 (-0.28, 0.08)	-0.08 (-0.24, 0.09)	-0.44 (-0.62, -0.25)
Success @ t-1	0.40 (0.31, 0.50)	-0.01 (-0.02, 0.01)	-0.16 (-0.33, 0.01)	0.02 (0.00, 0.04)	-0.20 (-0.39, -0.01)	-0.24 (-0.36, -0.11)	0.42 (0.28, 0.57)
Temperature	0.00 (-0.13, 0.12)	-0.01 (-0.03, 0.00)	0.24 (-0.07, 0.56)	-0.02 (-0.05, 0.01)	0.04 (-0.15, 0.23)	0.26 (-0.05, 0.58)	-0.17 (-0.65, 0.30)
Precipitations	-0.14 (-0.23, -0.05)	0.01 (0.00, 0.03)	0.01 (-0.17, 0.19)	0.02 (0.00, 0.04)	-0.13 (-0.31, 0.05)	0.08 (-0.03, 0.19)	-0.02 (-0.15, 0.11)
Longitude	-0.13 (-0.38, 0.12)	0.01 (-0.01, 0.03)	0.09 (-0.09, 0.28)	0.01 (-0.01, 0.04)	0.03 (-0.16, 0.21)	0.23 (-0.10, 0.56)	0.18 (-0.19, 0.56)
Latitude	-0.15 (-0.35, 0.04)	-0.02 (-0.04, 0.00)	0.03 (-0.14, 0.20)	0.01 (-0.01, 0.03)	0.02 (-0.17, 0.21)	-0.17 (-0.48, 0.14)	-0.48 (-0.79, -0.18)

Coefficients come from an ordinal logistic mixed regression for preference, a zero-inflated GLMM using generalized Poisson distribution and log link function for the number of hatchlings and GLMM using binomial error distribution and logit link function for fledging success. Predictors were standardized (zero mean, unit variance). For each analysis we present the coefficients of the model that ranked best in terms of AICc, their 95% confidence intervals and the sample size. See Table 1 for definitions the variables and Table S2 for results of the model selection. Estimates for which the confidence interval excludes zero are in bold.

2.5.2. Habitat quality

2.5.2.1 *Number of hatchlings*

Overall, 33% of early settlers' clutches experienced complete hatching failure, compared to 38% for late settlers. Mean number of hatchlings (\pm SD) for early and late settlers that did not experience hatching failure was 5.0 ± 1.2 and 4.7 ± 1.3 , respectively.

The model including both hetero- and conspecific social information best described the number of hatchlings produced by early settlers ($w = 0.33$, Table S2). The number of nestlings increased with both tree swallow density on the farm in the previous year and latitude, while the probability of hatching failure increased with competitor density (Table 2). Those effects were also found in the second-best model ($w = 0.22$, Table S2), but the third best model ($w = 0.18$, Table S2), which did not include heterospecific social information, showed a negative effect of the prior year density of tree swallows on the probability of hatching failure (Table S3).

Late settlers' number of hatchlings was best described by the conspecific social information model ($w = 0.45$, Table S2). The number of nestlings increased with the prior year density of tree swallows on the farm, while the probability of hatching failure decreased with the mean number of fledglings produced on the farm in the previous year (Table 2). The second-best model was the null model ($w = 0.26$, Table S2), and the third best model ($w = 0.16$, Table S2) showed the same effects as the best one (Table S3). However, when the 5-km scale was used to assess the cover of forage crops and forest, the best model included landscape context and heterospecific social information ($w = 0.27$, Table S5) and showed an increase in the number of hatchlings with forest cover within 5 km, along with a higher probability of hatching failure in farms of high House sparrow density and where the cover of both forage crops and forest were low within 5 km (Fig. S3, Table S6).

2.5.2.2 *Fledging success*

The average proportion of nestlings that fledged was 0.75 ± 0.37 and 0.69 ± 0.41 (mean \pm SD) for early and late settlers, respectively. The conspecific social information model best described the fledging success of early settlers ($w = 0.36$), which decreased with the mean number of fledglings produced on the farm in the previous year (Fig. 6a). That effect was also found in the second and third best models ($w = 0.25$ and 0.13 ; Table S4). When using the 5-km scale for forage crops and forest, the best model also included landscape ($w = 0.42$, Table S5) and showed a positive effect of forage crops within 5 km and water bodies and wetlands within 10 km, along with the negative effect of the mean number of fledglings produced in the previous year (Fig. S3, Table S6).

Fledging success of late-settling individuals was best described by the model including both the landscape context and conspecific social information ($w = 0.31$, Table S2). Fledging success decreased with forest cover within 100 m (Fig. 6b), the prior year density of tree swallows (Fig. 6c), and latitude. On the other hand, it increased with the mean number of fledglings produced on the farm in the previous year (Fig. 6a). Those effects, albeit variable or uncertain given the width of confidence intervals, were also found in the second and third best models ($w = 0.27$ and 0.22 ; Table S4).

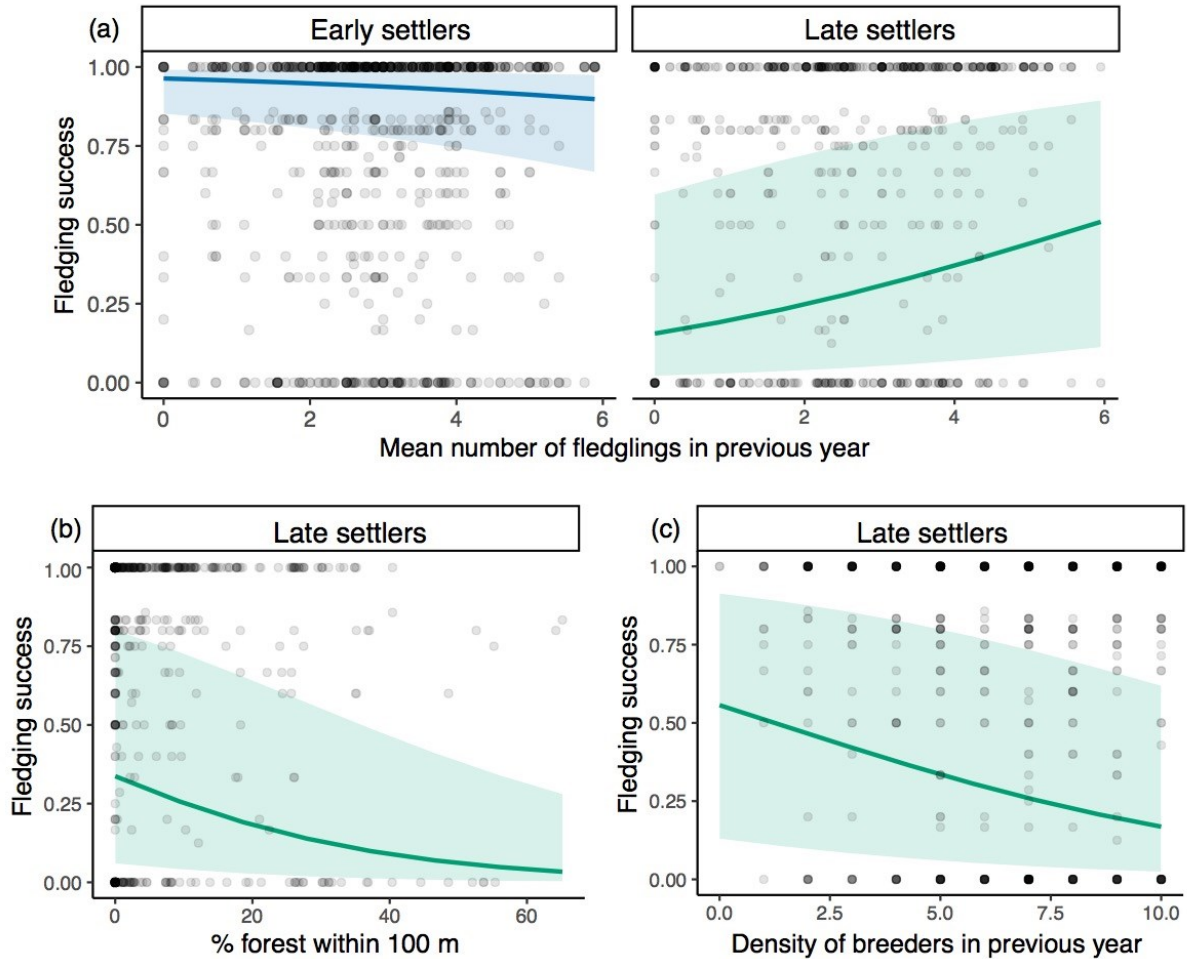


Figure 6. Averaged predicted fledging success of early and late settlers as a function of a) mean performance of breeders on a farm in the prior year forest, b) forest cover near the nest box and c) density of breeders on a farm in the prior year, for tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada between 2009 and 2018.

Multimodel inference was made on the list of models presented in Table S1, see Table S2 for the Akaike weights. Other variables in the model were kept at their average value. The points represent raw data and shaded areas are 95% confidence intervals. Blue = early settlers, green = late settlers. $N=953$ for early settlers, $N= 644$ for late settlers.

2.6 Discussion

In this study, we investigated the links between several environmental and social habitat characteristics, nest box preference, and habitat quality in a box-nesting tree swallow population over a gradient of agricultural intensification. These analyses allowed us to identify potential cues used by tree swallows to select nest sites and to determine if they were good predictors of habitat quality, and, ultimately, to identify potential mechanisms that may lead to an ecological trap for these declining aerial insectivores within farmlands. Those mechanisms took two forms: (1) a habitat characteristic that was associated with preference, but not with reproductive success; and, more severely, (2) a habitat characteristic for which the relationship between preference and reproductive success went in opposite directions. While landscape context and food availability led to nonideal habitat choices of the former form, both hetero- and conspecific social information promoted mismatches of the latter form. Our results suggest that both environmental and social cues can lead to maladaptive habitat choices, which contradicts our hypothesis stipulating that, within farmlands, environmental cues are poorer predictors of habitat quality than social ones. Overall, our study highlights settlement decisions that drive our tree swallow population further away from an ideal distribution. Our results have implications for declining farmland birds as well as for the use of nest boxes as a conservation tool.

2.6.1. Landscape

As expected, nest boxes surrounded by high forest cover within 100 m were less attractive to tree swallows and led to a lower fledging success in late settling individuals. Previous studies found that tree swallows avoid breeding near forest, both in a nest box grid and in natural tree cavities (Rendell and Robertson 1990, Robles and Martin 2013). Breeding near forest edges may be avoided because it (1) requires individuals to travel farther to forage (Bruun and Smith 2003), and/or (2) impedes nest defense against predators (Rendell and Robertson 1990), which may be more active and/or abundant along forest edges (Lahti 2001, Chalfoun et al. 2002). These limitations may be more important for late settlers because they are on average less

experienced and in worse condition than early settlers, and thus potentially less able to cope with increased foraging costs (Frey-Roos et al. 1995). Flying insects may also be less abundant as the season progress, making foraging more costly for late settlers (Rioux Paquette et al. 2013, Bellavance et al. 2018). Alternatively, predation on eggs, nestlings and adults does occur in our system, notably by animals associated to forest such as racoons (*Procyon lotor*) and red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). Predation events account for 25% of the broods that failed to produce at least one fledgling. Late settlers may be more at risk if nest predation increases throughout the breeding season, as previously observed for cavity-nesting birds (Fisher and Wiebe 2006, Robles and Martin 2013), or if they are less able to deter predator attacks.

Perennial forage crops influenced preference differently in forested versus open landscapes at both the 500-m and 5-km scales. Tree swallows preferred forage crops in landscapes that offered more open fields over which to forage, but the opposite was true in forested landscapes. This effect may partly result from the landscape structure inherent to the gradient of agricultural intensification that spans our study system where forage crops and pastures are generally cultivated over much smaller areas and within more forested areas than intensive row crops (Bélanger and Grenier 2002). Tree swallows may thus simply prefer less fragmented open landscapes for reasons discussed above and find themselves attracted to the permanent cover of forage crops that green up earlier and that may harbor higher insect densities in early spring (Thorup et al. 2017). This being said, wind-protected vegetated boundaries like forest edges often support higher insect densities (McCarty and Winkler 1999a, Gruebler et al. 2008) and can provide prime foraging opportunities to aerial insectivores (Evans et al. 2003, Stanton et al. 2016). Moreover, forage crops within 5 km are usually positively associated to breeding performance of tree swallows in our study area (Ghilain and Bélisle 2008, Porlier et al. 2009, Daoust et al. 2012). While neither forage crops nor forest at a 500-m scale influenced the number of hatchlings or fledging success, forage crops within 5 km increased early settlers' fledging success and decreased late settlers' probability of hatching failure within open landscapes, pointing toward an adaptive habitat selection (Figure S3, Tables S5 and S6). Overall, as breeding success is likely to depend on the amount and type of open areas, as well as on how these mingle

with treed habitats at 5 km, we conclude that the amount of forage crops or forest within 500 m, on their own, are not providing ideal settlement cues in our agricultural context.

Surface water and wetland cover within 10 km was not a determinant of nesting site preference nor breeding performance, which was surprising given that tree swallows are known to breed near water (Winkler et al. 2011) and feed on insects with an aquatic larval stage, even in our study area (McCarty and Winkler 1999a, Bellavance et al. 2018, Michelson et al. 2018). Yet, when running our analyses with forage crops and forest at the 5-km scale we detected an increased fledging success with water and wetland cover for early settlers (Table S6). Given that our ability to detect such an effect was limited by the low availability of these habitats in our study area (range: 1-11% within 10 km), this result confirms the importance of water for tree swallows breeding in agricultural landscapes, where once abundant wetlands were drained and are now a rare resource (Jobin et al. 2003, Blann et al. 2009).

2.6.2. Food availability

Few studies found that prey availability affect breeding habitat selection in insectivorous birds (Petit and Petit 1996, Burke and Nol 1998), including aerial insectivores (Brown and Brown 1996, Forsman et al. 1998, English et al. 2017). Tree swallows were found to settle preferentially in habitats showing higher spring insect availabilities and this, despite that insect biomass during nest site selection was poorly correlated to that of the food provisioning period. The fact that spring insect availability was a poor indicator of future foraging conditions within an agricultural context is not surprising given that pesticide applications and other farming activities can unpredictably disrupt insect phenology and abundance (Pisa et al. 2015, Mulé et al. 2017, Botías et al. 2019). This observation concords with previous studies that found important between-year and within-season differences in Diptera and total insect abundance patterns along the agricultural intensification gradient of our study area (Rioux Paquette et al. 2013, Bellavance et al. 2018). Given its low within-season predictability, it is thus not surprising that we observed no relationship between spring insect availability and the breeding

performance metrics we considered. While our result does not by any means downplay the beneficial importance of food availability when tree swallows must feed nestlings (McCarty and Winkler 1999b, Nooker et al. 2005), it nevertheless leads us to conclude that food availability at the time of nest site selection is a nonideal settlement cue for these birds when breeding in current agroecosystems.

2.6.3. Heterospecific social information

In contrast to previous observations from our study area (Robillard et al. 2013), tree swallows were attracted to farms presenting high house sparrow densities, their main competitors for nest sites. This was unexpected given that swallows that settled on such farms were indeed more likely to experience hatching failure, an effect seen in early settlers when using a 500-m scale for forage crops and forest, and in both early and late settlers when using a 5-km scale (Table S6). Such an increased hatching failure probably results from competition for nest boxes between these two species often leading to lethal interactions, nest usurpation and destruction of swallows' eggs (Winkler et al. 2011). Given the significant fitness costs imposed by such agonistic interactions, we may expect tree swallows to use the abundance of house sparrows for detecting breeding habitat and assessing its quality, as information provided by heterospecifics is often used for such purposes (Mönkkönen et al. 1990, Forsman et al. 2002, Thomson et al. 2003, Parejo et al. 2008, Kivelä et al. 2014). For time-limited species such as migrants, the presence of a resident species sharing some ecological requirements or mortality factors, like house sparrows for tree swallows, could definitely be a useful indicator of habitat quality (Mönkkönen et al. 1999, Thomson et al. 2003, Parejo et al. 2005, Seppänen et al. 2007). Unlike conspecific social information, it is often available upon arrival on the breeding grounds and also available for individuals who had no access to previous year information (i.e., dispersers) (Doligez 2002, Kivelä et al. 2014). Moreover, heterospecific attraction is more likely to occur when search costs are high, which is likely the case for cavity users due to the scarcity of nest sites, but only when the costs of competition are low (Mönkkönen et al. 1999, Stamps et al. 2005, Seppänen et al. 2007).

Given the above, it is thus surprising that tree swallows were attracted to sites where they incurred greater costs from house sparrows. One potential explanation for this result is that tree swallows' habitat preferences likely evolved with competing resident species for which the use of heterospecific information have represented lower costs (e.g., black-capped chickadees). House sparrows were introduced from Europe to United States in the 1850's (Lowther and Cink 2006), and competition with tree swallows was more recently exacerbated by agricultural intensification over the last decades through their access to farm buildings used as nesting sites and grains offering a food resource (Robillard et al. 2013). Although competitors for cavities are generally more abundant in natural environments partly due to larger entrance areas of natural cavities as compared to nest boxes (Robertson and Rendell 1990, Norris et al. 2018), they may also be less aggressive than house sparrows (Winkler et al. 2011).

2.6.4. Conspecific social information

Tree swallows preferred to settle on farms previously occupied by many conspecifics and on which previous breeders were able to fledge many nestlings. The density of conspecifics and their breeding success in the previous year were mostly good predictors of the number of hatchlings produced. However, these potential cues were not good predictors of fledging success, which decreased with previous-year mean number of fledglings and conspecific density for early and late settlers, respectively. Both early and late settlers were thus susceptible to being trapped into breeding on farms where their capacity to raise nestlings until fledgling was lowered, yet based on different sources of social information.

Many studies have shown that individuals could be attracted to habitats occupied by conspecifics (e.g., Nocera *et al.*, 2006; Stamps, 1988; Ward and Schlossberg, 2004). Conspecific attraction, by causing individuals to breed in aggregation, has many potential benefits, including: increased detectability of both nesting and foraging habitat patches (Brown 1988, Barta and Giraldeau 2001, Stamps 2001, King and Cowlishaw 2007), increased mating and extra-pair copulation opportunities (Griffith et al. 2002, Lessard et al. 2014), and increased

detectability and defense against predators (Turner and Pitcher 1986, Smith 1986). Breeding in aggregation can also bring density-dependent costs such as aggressive interactions and competition for resources (Fretwell and Lucas 1970, Sutherland 1996, Newton 1998, Winkler et al. 2011) and increased predation and parasitism (Møller 1989). Here we found that these costs might overcome the benefits of cueing on conspecifics density for late settlers, who experienced a lower fledging success on (previously) densely populated farms. Late settlers may thus be more vulnerable to density-dependent costs of breeding aggregations because of their inferior experience or body condition. Alternatively, those costs could increase in severity during the course of the season and be more damaging to late settlers (Fisher and Wiebe 2006, Robles and Martin 2013).

Tree swallows are often described as being semi-colonials (Winkler et al. 2011), but most of the research on this species has been conducted using nest box grids that increased significantly the availability of nesting cavities (Jones 2003). Moreover, tree swallows usually breed as far as possible from conspecifics when establishing in habitat patches presenting high densities of either natural cavities or nest boxes (Muldal et al. 1985, Holt and Martin 1997). It is thus unclear to what extent the preference for high density farms we observed is due to conspecific attraction or simply to nest site fidelity, which is relatively high in tree swallows (Lagrange et al. 2017). It is also unclear whether the density of available nesting cavities imposed by our system, that is 10 boxes regularly-spaced along a 500-m transect, are representative of the densities found in nature, which are likely highly variable. For instance, Robles and Martin (2014) found that tree swallow occupancy of natural cavities in British-Columbia, Canada, varied from an average of 1.2 pairs/site-year in large continuous forest sites (7-32 ha) to 6.9 pairs/site-year in smaller aspen groves (0.2-5 ha). Densities of natural breeding tree swallows are hence expected to follow the availability and quality of cavities, and thus to vary widely across habitats (Holt and Martin 1997, Robles and Martin 2013, 2014).

Two previous studies in our system showed similar results with respect to the importance of public information on settlement decisions by investigating the effect of nest box fledging

success in the previous year on current year box occupancy (see Ghilain and Bélisle 2008; Robillard et al. 2013). In this study, we showed that this trend occurred at the farm level, even though the predictability of breeding success was moderate. Public information regarding reproductive success is thought to be the most robust and integrative form of social information about the consequences of local environmental factors on this fitness component (Valone and Templeton 2002, Doligez et al. 2003, Seppänen et al. 2007). Yet we found that public information led to a slight but significant mismatch between habitat preference and quality in early settlers, whose fledging success decreased with the mean number of nestlings fledged on the farm in the previous year. Nevertheless, early settlers' fledging success remained higher than that of late settlers and this potential ecological trap may only have a limited impact on population dynamics. The mechanism underlying this putative trap is unclear but is likely to result from one or more factors that were not measured in this study and that are correlated to past breeding success rather than to breeding success itself.

2.6.5. Temporal constraints

Relationships between cues and breeding success varied according to the timing at which tree swallows settled in nest boxes, which underlines the relevance of considering different behavioural adaptive outcomes for individuals that may experience different constraints when studying habitat selection. Indeed, we showed that early and late settlers faced different selective pressures along the breeding season likely due to differential experience, body condition or timing (breeding phenology). At our latitudes, time constraints can induce such interindividual disparity because breeding conditions peak in quality over a short period and may thereby lead to phenological mismatches (Bourret et al. 2015, Visser and Gienapp 2019). Moreover, individuals that settle later benefit from less nest site options and, assuming they arrive later on breeding grounds, may also have less time for exploration which can lead to decisions based on poor or incomplete knowledge (Orians and Wittenberger 1991). While late settlers are thus generally thought to make poorer habitat choices due to time constraints, we also detected mismatches between preference and habitat quality in early settlers due to heterospecific

competition. Our results emphasize the ecological importance of phenological (Visser and Gienapp 2019) and phenotypic (Edelaar et al. 2008, Matthysen 2012) (mis)matches and that there may be costs to breed either too early or too late.

We are aware that our estimate of nest site preference is imperfect. Indeed, settlement patterns may not directly represent habitat preference if there are alternative selection strategies among individuals, for example within and among age classes (Robertson and Hutto 2006). Yet, our three-category estimate of preference, integrating two rather than just one commonly used surrogates of habitat preference, should allow a good understanding of the habitat selection process used by tree swallows as it discriminates the choice of occupying a nest site and the timing of that choice. Interestingly, it is not excluded that the preference patterns we observed have a genetic component, especially since a previous study on our system found a genetic structure in a candidate gene which suggests a genetic basis of timing of settlement (Bourret and Garant 2015).

Also, our proxies of habitat quality, that is the number of hatchlings and the fledging success, only represent the reproductive success at the nesting stage. Because we did not investigate adult survival, post-fledging survival or recruitment rate, our habitat quality proxies are not perfectly representative of fitness experienced by individuals using a given habitat (Johnson 2007), especially since post-fledging and adult survival likely depends on physiological, phenological and environmental factors (Naef-Daenzer et al. 2001, Greño et al. 2007, Clark et al. 2018, Evans et al. 2020, Boynton et al. 2020). Nonetheless, Cox et al. (2018) found that fledging success was one of the most important vital rates of population growth in tree swallows, along with juvenile recruitment and female philopatry. More research is needed to determine the demographic consequences of the nonideal behaviours we identified and their potential impact on long-term population growth. For instance, assessing demographic rates associated with different habitat types in order to investigate whether local tree swallow populations of our study area are subjected to a source-sink dynamic resulting from an ecological trap would be a valuable complement to the current study.

2.7 Conclusion

We found that landscape context, food availability and social information from both hetero- and conspecifics influence tree swallows' nest site preference. Relying on multiple cues for assessing habitat quality may render this species less susceptible to making bad habitat choices and fall into a severe ecological trap (Valone and Templeton 2002, Pärt et al. 2011, Hale et al. 2015). Yet, by investigating the relationships between habitat characteristics and quality, we also identified several settlement decisions suggestive of ecological traps. Contrary to our hypothesis, we found the most severe mismatches between nest site preference and fitness outcome to be associated with the use of hetero- and conspecific social information. Given these results, there is thus evidence that farmlands can potentially lead to an ecological trap via different mechanisms, including landscape modifications, low within-season insect predictability, the presence of house sparrows as nest site competitors and nest boxes creating supra-optimal densities. This has some implications regarding the decline of farmland birds, which has been attributed to habitat loss and alteration, interference with farming equipment, direct (toxicological) and indirect (trophic) effects of pesticide use (Stanton et al. 2018). Moreover, our study has implications for the use of nest boxes as a conservation and research tool (Møller and Moller 1992, Lambrechts et al. 2010). Although the implementation of nest boxes is an interesting tool to manipulate a species and assess its response to different ecological conditions, care must be taken regarding the generality of conclusions obtained in such studies and their use to understand the fundamental ecology of species under natural conditions.

2.8 Acknowledgments

We are thankful to the 40 farm owners who provided access to their land, and many graduate students, field and lab assistants who helped collect data. This work was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) discovery grants to DG, FP and MB, by a team research grant from the Fonds de Recherche du Québec—Nature et

technologies (FRQNT) to MB, DG and FP, by the Canada Research Chairs program, and by funding from Université de Sherbrooke.

2.9 References

- Agriculture and Agri-Food Canada 2018. Annual Crop Inventory.
- Barta, Z. and Giraldeau, L. A. 2001. Breeding colonies as information centers: a reappraisal of information-based hypotheses using the producer-scrouter game. - *Behav. Ecol.* 12: 121–127.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. - *Conserv. Biol.* 18: 1482–1491.
- Bélanger, L. and Grenier, M. 2002. Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. - *Landsc. Ecol.* 17: 495–507.
- Bellavance, V. et al. 2018. Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). - *Can. J. Zool.* 96: 1053–1065.
- Benton, T. G. et al. 2003. Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? - *Trends Ecol. Evol.* 18: 182–188.
- Blann, K. L. et al. 2009. Effects of Agricultural Drainage on Aquatic Ecosystems: A Review. - *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 39: 909–1001.
- Boatman, N. D. et al. 2004. Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. - *Ibis (Lond. 1859)*. 146: 131–143.
- Bollinger, E. K. 1995. Successional Changes and Habitat Selection in Hayfield Bird Communities. - *Auk* 112: 720–730.
- Bollinger, E. K. et al. 1990. Effects of Hay-Cropping on Eastern Populations of the Bobolink. - *Wildl. Soc. Bull.* 18: 142–150.
- Botías, C. et al. 2019. Impact of pesticide use on the flora and fauna of field margins and hedgerows. - In: *The ecology of hedgerows and field margins*. pp. 90–109.
- Boulinier, T. and Danchin, E. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. - *Evol. Ecol.* 11: 505–517.

- Bourret, A. and Garant, D. 2015. Candidate gene-environment interactions and their relationships with timing of breeding in a wild bird population. - *Ecol. Evol.* 5: 3628–3641.
- Bourret, A. et al. 2015. Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a tree swallow population facing climate change. - *Evol. Appl.* 8: 933–944.
- Boynton, C. K. et al. 2020. Barn Swallow (*Hirundo rustica*) fledglings use crop habitat more frequently in relation to its availability than pasture and other habitat types. - *Condor* 122: duz067.
- Brooks, M. E. et al. 2019. Statistical modeling of patterns in annual reproductive rates. - *Ecology* 100: 1–7.
- Brown, C. R. 1988. Enhanced Foraging Efficiency Through Information Centers: A Benefit of Coloniality in Cliff Swallows. - *Ecology* 69: 602–613.
- Brown, C. R. and Brown, M. B. 1996. Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior. - University of Chicago Press.
- Bruun, M. and Smith, H. G. 2003. Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings. - *Biol. Conserv.* 114: 179–187.
- Burke, D. M. and Nol, E. 1998. Influence of Food Abundance, Nest-Site Habitat, and Forest Fragmentation on Breeding Ovenbirds. - *Auk* 115: 96–104.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. – Springer, New York, NY.
- Catry, I. et al. 2014. Easy but ephemeral food: exploring the trade-offs of agricultural practices in the foraging decisions of Lesser Kestrels on farmland. - *Bird Study* 61: 447–456.
- Chalfoun, A. D. and Schmidt, K. A. 2012. Adaptive breeding-habitat selection: Is it for the birds? - *Auk* 129: 589–599.
- Chalfoun, A. D. et al. 2002. Nest predators and fragmentation: A review and meta-analysis. - *Conserv. Biol.* 16: 306–318.
- Clark, R. G. et al. 2018. Geographic variation and environmental correlates of apparent survival rates in adult tree swallows *Tachycineta bicolor*. - *J. Avian Biol.* 49: 1–13.
- Cornell Lab of Ornithology 2020. All about bird houses: nest box placement.
- Cox, A. R. et al. 2019. Rainy springs linked to poor nestling growth in a declining avian aerial insectivore (*Tachycineta bicolor*). - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286: 20190018.

- Daoust, S. P. et al. 2012. Direct and indirect effects of landscape structure on a tri-trophic system within agricultural lands. - *Ecosphere* 3: 1–19.
- De Steven, D. 1978. The influence of age on the breeding biology of the Tree Swallow *Iridoprocne Bicolor*. - *Ibis* (Lond. 1859). 120: 516–523.
- Delibes, M. et al. 2001. Effects of an Attractive Sink Leading into Maladaptive Habitat Selection. - *Am. Nat.* 158: 277–285.
- Doligez, B. 2002. Public Information and Breeding Habitat Selection in a Wild Bird Population. - *Science*. 297: 1168–1170.
- Doligez, B. et al. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. - *Anim. Behav.* 66: 973–988.
- Duchet, C. et al. 2018. Pesticide-mediated trophic cascade and an ecological trap for mosquitoes. - *Ecosphere* 9: 498–513.
- Dunn, P. O. and Winkler, D. W. 1999. Climate Change Has Affected the Breeding Date of Tree Swallows. - *Proc. R. Soc. London, Ser. B Biol. Sci.* 266: 2487–2490.
- Edelaar, P. et al. 2008. Matching habitat choice causes directed gene flow: A neglected dimension in evolution and ecology. - *Evolution*. 62: 2462–2472.
- Eng, M. L. et al. 2019. A neonicotinoid insecticide reduces fueling and delays migration in songbirds. - *Science*. 365: 1177–1180.
- English, P. A. et al. 2017. Habitat and food supply across multiple spatial scales influence the distribution and abundance of a nocturnal aerial insectivore. - *Landsc. Ecol.* 32: 343–359.
- Evans, K. L. et al. 2003. Selection of hedgerows by Swallows *Hirundo rustica* foraging on farmland: the influence of local habitat and weather. - *Bird Study* 50: 8–14.
- Evans, D. R. et al. 2020. Individual condition, but not fledging phenology, carries over to affect post-fledging survival in a Neotropical migratory songbird. - *Ibis*. 162: 331–344.
- Fisher, R. J. and Wiebe, K. L. 2006. Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. - *Oecologia* 147: 744–753.
- Forsman, J. T. et al. 1998. Heterospecific attraction and food resources in migrants' breeding patch selection in northern boreal forest. - *Oecologia* 115: 278–286.
- Forsman, J. T. et al. 2002. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. - *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 269: 1619–1623.

- Francis, C. M. and Cooke, F. 1986. Differential Timing of Spring Migration in Wood Warblers (Parulinae). 103: 548–556.
- Fretwell, S. D. and Lucas, H. L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. - *Acta Biotheor.* 19: 16–36.
- Frey-Roos, F. et al. 1995. Relationships between food resources, foraging patterns, and reproductive success in the water pipit, *Anthus sp. Spinoletta*. - *Behav. Ecol.* 6: 287–295.
- Gervais, J. A. et al. 2003. Space Use and Pesticide Exposure Risk of Male Burrowing Owls in an Agricultural Landscape. - *J. Wildl. Manage.* 67: 155.
- Ghilain, A. and Bélisle, M. 2008. Breeding success of Tree Swallows along a gradient of agricultural intensification. - *Ecol. Appl.* 18: 1140–1154.
- Gibbons, D. et al. 2015. A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. - *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22: 103–118.
- Gilroy, J. J. and Sutherland, W. J. 2007. Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. - *Trends Ecol. Evol.* 22: 351–356.
- Giroux, I. 2019. Présence de pesticides dans l’eau au Québec : Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya – 2015 à 2017. - Québec, ministère l’Environnement la Lutte contre les Chang. Clim. Dir. générale du suivi l’état l’environnement
- Greño, J. L. et al. 2007. Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. - *J. Avian Biol.* 39: 41–49.
- Griffith, S. C. et al. 2002. Extra pair paternity in birds : a review of interspecific. - *Mol. Ecol.* 11: 2195–2212.
- Grüebler, M. U. and Naef-Daenzer, B. 2010. Fitness consequences of timing of breeding in birds: Date effects in the course of a reproductive episode. - *J. Avian Biol.* 41: 282–291.
- Grüebler, M. et al. 2008. A predictive model of the density of airborne insects in agricultural environments. - *Agric. Ecosyst. Environ.* 123: 75–80.
- Hale, R. and Swearer, S. E. 2016. Ecological traps: current evidence and future directions. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283: 20152647.
- Hale, R. et al. 2015. Evaluating the metapopulation consequences of ecological traps. - *Proc. R. Soc. London, Ser. B Biol. Sci.* 282: 20142930.
- Hallmann, C. A. et al. 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. - *Nature* 511: 341–343.

- Harrell, F. E. 2015. Regression Modeling Strategies. - Springer International Publishing.
- Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds : A review. - Ann. Zool. Fennici 2: 53–75.
- Hollander, F. A. et al. 2011. Maladaptive Habitat Selection of a Migratory Passerine Bird in a Human-Modified Landscape. - PLoS One 6: e25703.
- Holt, R. F. and Martin, K. 1997. Landscape Modification and Patch Selection : The Demography of Two Secondary Cavity Nesters Colonizing Clearcuts. - Auk 114: 443–455.
- Jobin, B. et al. 2003. Landscape changes and ecological studies in agricultural regions, Québec, Canada. - Landsc. Ecol. 18: 575–590.
- Johnson, D. H. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. - Ecology 61: 65–71.
- Johnson, M. D. 2007. Measuring Habitat Quality : a Review. - Condor 109: 489–504.
- Jones, J. 2003. Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*): A New Model Organism? - Auk 120: 591–599.
- Kautz, A. R. and Gardiner, M. M. 2019. Agricultural intensification may create an attractive sink for Dolichopodidae, a ubiquitous but understudied predatory fly family. - J. Insect Conserv. 23: 453–465.
- King, A. J. and Cowlshaw, G. 2007. When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. - Biol. Lett. 3: 137–139.
- Kivelä, S. M. et al. 2014. The past and the present in decision-making: the use of conspecific and heterospecific cues in nest site selection. - Ecology 95: 3428–3439.
- Kristan, W. B. 2003. The Role of Habitat Selection Behavior in Population Dynamics : Source-Sink Systems and Ecological Traps. - Oikos 103: 457–468.
- Lagrange, P. et al. 2017. Assessment of individual and conspecific reproductive success as determinants of breeding dispersal of female tree swallows: A capture–recapture approach. - Ecol. Evol. 7: 7334–7346.
- Lahti, D. C. 2001. The “edge effect on nest predation” hypothesis after twenty years. - Biol. Conserv. 99: 365–374.
- Lambrechts, M. M. et al. 2010. The Design of Artificial Nestboxes for the Study of Secondary Hole-Nesting Birds: A Review of Methodological Inconsistencies and Potential Biases. - Acta Ornithol. 45: 1–26.

- Lessard, A. et al. 2014. Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). - Behav. Ecol. Sociobiol. 68: 733–742.
- Lombardo, M. P. 1987. Attendants at Tree Swallow Nests . II . The Exploratory-Dispersal Hypothesi. - Condor 89: 138–149.
- Lowther, P. E. and Cink, C. L. 2006. House Sparrow (*Passer domesticus*) - Birds North Am. Online
- Lozano, G. A. et al. 1996. Age, Arrival Date and Reproductive Success of Male American Redstarts *Setophaga ruticilla*. - J. Avian Biol. 27: 164–170.
- Maicas, R. et al. 2012. Nest-site selection, territory quality and breeding performance in a Blue Tit *Cyanistes caeruleus* population. - Acta Oecologica 39: 43–50.
- Mänd, R. et al. 2005. Providing nest boxes for hole-nesting birds - Does habitat matter? - Biodivers. Conserv. 14: 1823–1840.
- Martin, T. E. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? - Ecology 79: 656–670.
- Matthysen, E. 2012. Multicausality of dispersal: a review. - In: Clobert, J. et al. (eds), Dispersal Ecology and Evolution. Oxford University Press, pp. 3–18.
- McCarty, J. P. and Winkler, D. W. 1999a. Foraging Ecology and Diet Selectivity of Tree Swallows Feeding Nestlings. - Condor 101: 246–254.
- McCarty, J. P. and Winkler, D. W. 1999b. Relative importance off environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. - Ibis. 141: 286–296.
- Michel, N. L. et al. 2016. Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. - Ecography. 39: 774–786.
- Michelson, C. I. et al. 2018. Agricultural land cover does not affect the diet of Tree Swallows in wetland-dominated habitats. - Condor 120: 751–764.
- Millet, A. et al. 2015. Patterns of Fluctuating Selection on Morphological and Reproductive Traits in Female Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). - Evol. Biol. 42: 349–358.
- Mingju, E. et al. 2019. Old nest material functions as an informative cue in making nest - site selection decisions in the European Kestrel (*Falco tinnunculus*). - Avian Res. 10: 1–8.
- Mitra, A. et al. 2011. Synthetic Chemical Pesticides and Their Effects on Birds. - Res. J. Environ. Toxicol. 5: 81–96.

- Møller, A. P. 1989. Parasites, Predators and Nest Boxes: Facts and Artefacts in Nest Box Studies of Birds? - *Oikos* 56: 421.
- Møller, A. P. 1994. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 115–122.
- Møller, A. P. 2003. Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. - *Behav. Ecol.* 14: 707–712.
- Møller, A. P. and Moller, A. P. 1992. Nest Boxes and the Scientific Rigour of Experimental Studies. - *Oikos* 63: 309–311.
- Mönkkönen, M. et al. 1990. Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities? - *Oecologia* 85: 218–225.
- Mönkkönen, M. et al. 1999. Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection. - *Evol. Ecol.* 13: 93–106.
- Montiel-León, J. M. et al. 2019. Widespread occurrence and spatial distribution of glyphosate, atrazine, and neonicotinoids pesticides in the St. Lawrence and tributary rivers. - *Environ. Pollut.* 250: 29–39.
- Morris, D. W. 2003. Toward an Ecological Synthesis : A Case for Habitat Selection. - *Oecologia* 136: 1–13.
- Morris, A. J. and Gilroy, J. J. 2008. Close to the edge: predation risks for two declining farmland passerines. - *Ibis.* 150: 168–177.
- Morris, A. J. et al. 2005. Indirect effects of pesticides on breeding yellowhammer (*Emberiza citrinella*). - *Agric. Ecosyst. Environ.* 106: 1–16.
- Morrissey, C. A. et al. 2015. Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: A review. - *Environ. Int.* 74: 291–303.
- Muldal, A. et al. 1985. Preferred Nest Spacing of an Obligate Cavity-Nesting Bird, the Tree Swallow. - *Condor* 87: 356–363.
- Mulé, R. et al. 2017. Systematic Review of the Effects of Chemical Insecticides on Four Common Butterfly Families. - *Front. Environ. Sci.* 5: 1–5.
- Mysterud, A. and Ims, R. A. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. - *Ecology* 79: 1435–1441.
- Naef-Daenzer, B. et al. 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. - *J. Anim. Ecol.* 70: 730–738.

- Nebel, S. et al. 2010. Declines of Aerial Insectivores in North America Follow a Geographic Gradient. - Avian Conserv. Ecol. in press.
- Newton, I. 1998. Population Limitation in Birds. - Academic Press.
- Nocera, J. J. et al. 2006. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 273: 349–355.
- Nooker, J. K. et al. 2005. Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). - Auk 122: 1225–1238.
- Norris, A. R. et al. 2018. Nest boxes increase reproductive output for Tree Swallows in a forest grassland matrix in central British Columbia. - PLoS One 13: e0204226.
- Orians, G. H. and Wittenberger, J. F. 1991. Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. - Am. Nat. 137: S29–S29.
- Parejo, D. et al. 2005. The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality? - Behav. Ecol. 16: 96–105.
- Parejo, D. et al. 2008. Do great tits rely on inadvertent social information from blue tits? A habitat selection experiment. - Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 1569–1579.
- Pärt, T. et al. 2007. Empirical evidence for ecological traps: A two-step model focusing on individual decisions. - J. Ornithol. 148: S327–S332.
- Pärt, T. et al. 2011. Prospectors combine social and environmental information to improve habitat selection and breeding success in the subsequent year. - J. Anim. Ecol. 80: 1227–1235.
- Pegan, T. M. et al. 2018. Solar-powered radio tags reveal patterns of post-fledging site visitation in adult and juvenile Tree Swallows *Tachycineta bicolor* - PLoS One 13: e0206258.
- Perlut, N. G. et al. 2006. Grassland songbirds in a dynamic management landscape: behavioral responses and management strategies. - Ecol. Appl. 16: 2235–47.
- Petit, L. J. and Petit, D. R. 1996. Factors Governing Habitat Selection by Prothonotary Warblers: Field Tests of the Fretwell-Lucas models. - Source Ecol. Monogr. Ecol. Monogr. 66: 367–387.
- Pisa, L. W. et al. 2015. Effects of neonicotinoids and fipronil on non-target invertebrates. - Environ. Sci. Pollut. Res. 22: 68–102.
- Porlier, M. et al. 2009. Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 364: 1543–1554.

- Reid, N. et al. 2010. Homogeneous habitat can meet the discrete and varied resource requirements of hares but may set an ecological trap. - *Biol. Conserv.* 143: 1701–1706.
- Rendell, W. B. and Robertson, R. J. 1990. Influence of Forest Edge on Nest-Site Selection by Tree Swallows. - *Wilson Bull.* 102: 634–644.
- Ringhofer, M. and Hasegawa, T. 2014. Social cues are preferred over resource cues for breeding-site selection in Barn Swallows. - *J. Ornithol.* 155: 531–538.
- Rioux Paquette, S. et al. 2013. Seasonal patterns in Tree Swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. - *Ecol. Appl.* 23: 122–133.
- Rioux Paquette, S. et al. 2014. Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 20140649.
- Robbins, C. S. 1981. Bird Activity Levels Related to Weather. - *Stud. Avian Biol.*: 301–310.
- Robertson, R. J. and Rendell, W. B. 1990. A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nesting bird, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*), in nest boxes and natural cavities. - *Can. J. Zool.* 68: 1046–1052.
- Robertson, B. A. and Hutto, R. L. 2006. A Framework for Understanding Ecological Traps and an Evaluation of Existing Evidence. - *Ecology* 97: 302–312.
- Robertson, B. A. et al. 2013. Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. - *Trends Ecol. Evol.* 28: 552–560.
- Robillard, A. et al. 2013. The Swallow and the Sparrow: How agricultural intensification affects abundance, nest site selection and competitive interactions. - *Landsc. Ecol.* 28: 201–215.
- Robles, H. and Martin, K. 2013. Resource Quantity and Quality Determine the Inter-Specific Associations between Ecosystem Engineers and Resource Users in a Cavity-Nest Web. - *PLoS One* 8: e74694.
- Robles, H. and Martin, K. 2014. Habitat-Mediated Variation in the Importance of Ecosystem Engineers for Secondary Cavity Nesters in a Nest Web. - *PLoS One* 9: e90071.
- Rodenhouse, N. L. and Best, L. B. 1983. Breeding Ecology of Vesper Sparrows in Corn and Soybean Fields. - *Am. Midl. Nat.* 110: 265.
- Rooneem, T. M. and Robertson, R. J. 1997. The potential to lay replacement clutches by tree swallows. - *Condor* 99: 228–231.
- Rotem, G. et al. 2013. Wheat fields as an ecological trap for reptiles in a semiarid agroecosystem. - *Biol. Conserv.* 167: 349–353.

- Schlaepfer, M. A. et al. 2002. Ecological and evolutionary traps. - Trends Ecol. Evol. 17: 474–480.
- Seppänen, J.-T. et al. 2007. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. - Ecology 88: 1622–1633.
- Shutler, D. et al. 2012. Spatiotemporal Patterns in Nest Box Occupancy by Tree Swallows Across North America. - Avian Conserv. Ecol. 7: 3.
- Smith, R. J. F. 1986. Evolution of Alarm Signals: Role of Benefits of Retaining Group Members or Territorial Neighbors. - Am. Nat. 128: 604–610.
- Stamps, J. A. 1988. Conspecific Attraction and Aggregation in Territorial Species. - Am. Nat. 131: 329–347.
- Stamps, J. A. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. - In: Dispersal. pp. 230–242.
- Stamps, J. and Krishnan, V. V. 2005. Nonintuitive Cue Use in Habitat Selection. - Ecol. Soc. Am. 89: 2850–2861.
- Stamps, J. A. et al. 2005. Search Costs and Habitat Selection by Dispersers. - Ecology 86: 510–518.
- Stanton, R. L. et al. 2016. Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) foraging responses to agricultural land use and abundance of insect prey. - Can. J. Zool. 94: 637–642.
- Stanton, R. L. et al. 2018. Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. - Agric. Ecosyst. Environ. 254: 244–254.
- Stutchbury, B. J. and Robertson, R. J. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female tree swallows (*Tachycineta bicolor*). - Can. J. Zool. 66: 827–834.
- Sutherland, W. J. 1996. From Individual Behaviour to Population Ecology. - Oxford University Press.
- Switzer, P. V 1997. Past reproductive success affects future habitat selection. - Behav. Ecol. Sociobiol. 40: 307–312.
- Takahashi, M. 2007. Oviposition site selection: Pesticide avoidance by gray treefrogs. - Environ. Toxicol. Chem. 26: 1476–1480.
- Thomson, R. L. et al. 2003. Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis. - Oecologia 134: 431–438.

- Thorup, K. et al. 2017. Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants. - Sci. Adv. 3: e1601360.
- Touihri, M. et al. 2019. Effects of agricultural lands on habitat selection and breeding success of American kestrels in a boreal context. - Agric. Ecosyst. Environ. 272: 146–154.
- Turner, G. F. and Pitcher, T. J. 1986. Attack Abatement: A Model for Group Protection by Combined Avoidance and Dilution. - Am. Nat. 128: 228–240.
- Twining, C. W. et al. 2016. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 113: 10920–10925.
- Twining, C. W. et al. 2018. Aquatic insects rich in omega-3 fatty acids drive breeding success in a widespread bird. - Ecol. Lett. 21: 1812–1820.
- Valone, T. J. and Templeton, J. J. 2002. Public information for the assessment of quality: A widespread social phenomenon. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 357: 1549–1557.
- Visser, M. E. and Gienapp, P. 2019. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. - Nat. Ecol. Evol. 3: 879–885.
- Vonesh, J. R. and Buck, J. C. 2007. Pesticide alters oviposition site selection in gray treefrogs. - Oecologia 154: 219–226.
- Vonesh, J. R. and Kraus, J. M. 2009. Pesticide alters habitat selection and aquatic community composition. - Oecologia 160: 379–385.
- Walker, C. H. 2003. Neurotoxic pesticides and behavioural effects upon birds. - Ecotoxicology 12: 307–316.
- Ward, M. P. and Schlossberg, S. 2004. Conspecific Attraction and the Conservation of Territorial Songbirds. - Conserv. Biol. 18: 519–525.
- Winkler, D. W. and Allen, P. E. 1996. The seasonal decline in tree swallow clutch size: Physiological constraint or strategic adjustment? - Ecology 77: 922–932.
- Winkler, D. W. et al. 2004. Breeding Dispersal and Philopatry in the Tree Swallow. - Condor 106: 768.
- Winkler, D. W. et al. 2011. Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). - Birds North Am. Online
- Zuur, A. F. et al. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. - Springer New York, NY.

2.10 Supplementary material

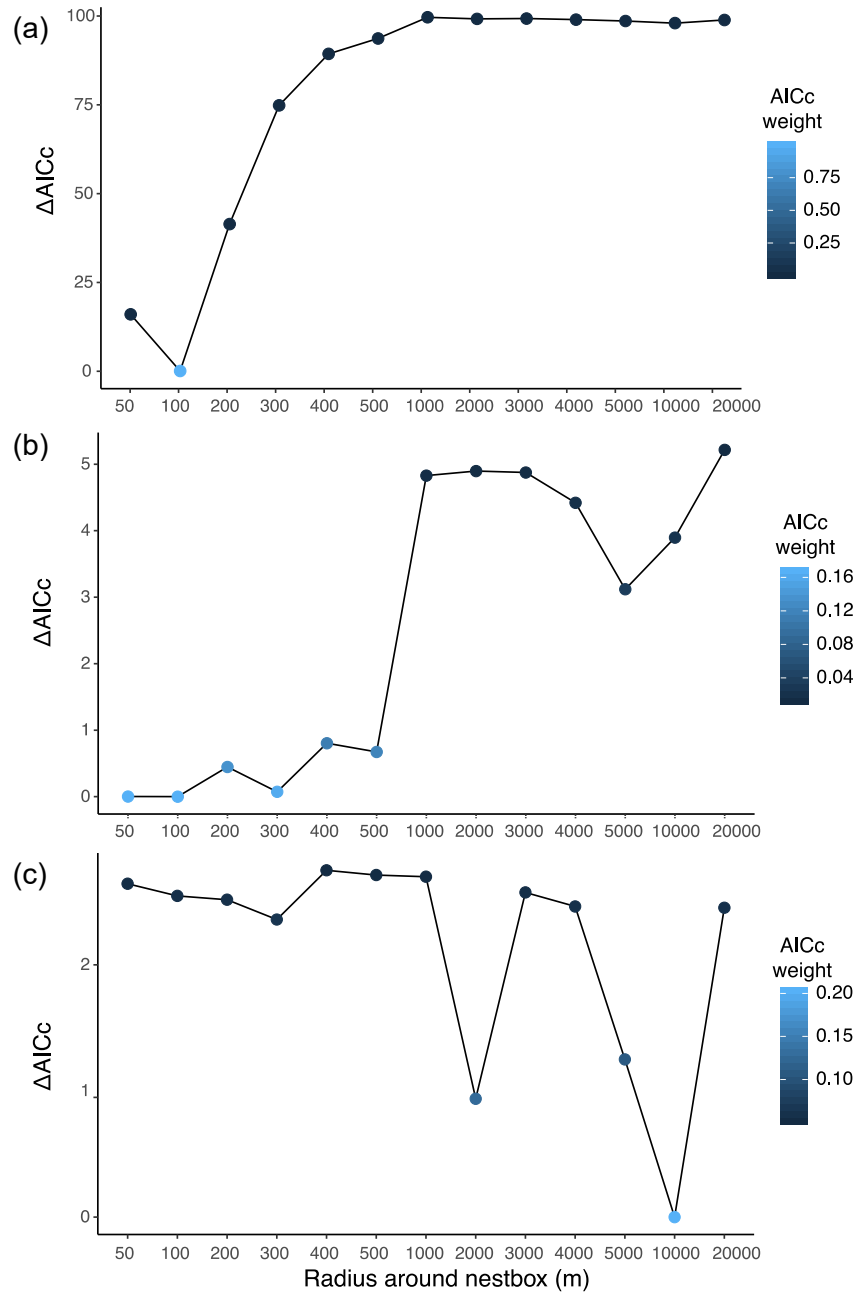


Figure S1. Results of the model selection by AICc aiming to identify key spatial scale at which the cover of a) forest, b) forage crops, and c) water bodies and wetlands most affect nest box preference in a tree swallow population breeding in farmlands in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

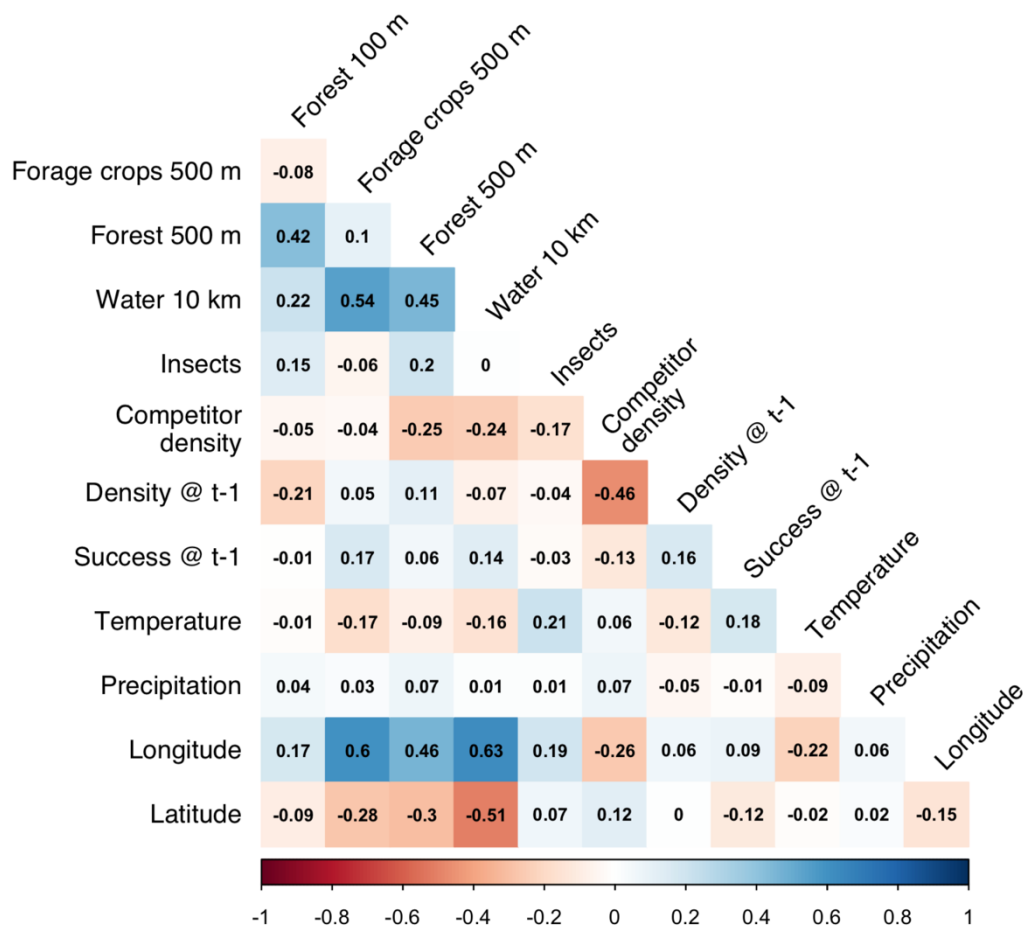


Figure S2. Correlation matrix of the explanatory variables used to assess the determinants of habitat preference and their impact on the reproductive success of tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

See Table 1 for the description and justification of the variables.

Some of our explanatory variables, notably landscape-related ones, showed correlations (Fig. S2). High forest cover within 500 m was associated with high forest cover within 100 m ($r = 0.42$) and high cover of water bodies and wetland within 10 km ($r = 0.45$), which in turn was associated with high cover in forage crops in 500 m ($r = 0.54$). Those landscape variables were also associated with a longitudinal gradient, with more forest within 500 m, forage crops within 500 m and water within 10 km in the eastern part of the system ($r = 0.46, 0.60$ and 0.63). Water in 10 km also followed a latitudinal gradient, being more abundant in the South ($r = -0.51$). Finally, a high density of house sparrow on a farm was associated with a low density of tree swallow in the previous year ($r = -0.46$).

Table S1. List of the candidate models used to assess the determinants of habitat preference and their impact on the reproductive success of tree swallows in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

#	Candidate model
0	~ Null
1	~ Control
2	~ Landscape + Control
3	~ Food + Control
4	~ Heterospecific social information + Control
5	~ Conspecific social information + Control
6	~ Landscape + Food + Control
7	~ Landscape + Heterospecific social information + Control
8	~ Landscape + Conspecific social information + Control
9	~ Food + Heterospecific social information + Control
10	~ Food + Conspecific social information + Control
11	~ Heterospecific social information + Conspecific social information + Control
12	~ Landscape + Food + Heterospecific social information + Control
13	~ Landscape + Food + Conspecific social information + Control
14	~ Landscape + Heterospecific social information + Conspecific social information + Control
15	~ Food + Heterospecific social information + Conspecific social information + Control
16	~ Landscape + Food + Heterospecific social information + Conspecific social information + Control

Landscape, food, heterospecific and conspecific social information and control refer to the categories of predictors presented in Table 1.

Table S2. Results of the model selections made on the candidate models presented in Table S1 for the different response variables: nest box preference, number of hatchlings and fledging success of tree swallows in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

Candidate model	Preference			Number of hatchlings						Fledging success					
				Early settlers			Late settlers			Early settlers			Late settlers		
	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i
0	5	288.95	0.00	7	23.34	0.00	7	1.13	0.26	4	7.14	0.01	4	55.86	0.00
1	9	280.91	0.00	15	19.24	0.00	15	7.94	0.01	8	10.69	0.00	8	58.51	0.00
2	14	168.94	0.00	25	33.50	0.00	25	15.21	0.00	13	15.04	0.00	13	50.17	0.00
3	10	282.33	0.00	17	19.32	0.00	17	10.69	0.00	9	11.08	0.00	9	55.57	0.00
4	10	280.73	0.00	17	2.88	0.08	17	7.74	0.01	9	12.71	0.00	9	60.56	0.00
5	11	121.05	0.00	19	1.24	0.18	19	0.00	0.45	10	0.00	0.36	10	13.08	0.00
6	15	170.05	0.00	27	33.90	0.00	27	18.85	0.00	14	15.31	0.00	14	49.48	0.00
7	15	170.11	0.00	27	17.44	0.00	27	15.20	0.00	14	17.02	0.00	14	52.26	0.00
8	16	15.91	0.00	29	16.26	0.00	29	10.88	0.00	15	3.20	0.07	15	0.00	0.31
9	11	282.11	0.00	19	4.32	0.04	19	10.40	0.00	10	13.04	0.00	10	57.63	0.00
10	12	120.14	0.00	21	1.39	0.16	21	2.06	0.16	11	0.74	0.25	11	12.41	0.00
11	12	103.90	0.00	21	0.00	0.33	21	3.42	0.08	11	2.03	0.13	11	14.09	0.00
12	16	171.11	0.00	29	19.29	0.00	29	18.75	0.00	15	17.15	0.00	15	51.57	0.00
13	17	14.17	0.00	31	16.60	0.00	31	14.11	0.00	16	3.87	0.05	16	0.72	0.22
14	17	4.05	0.12	31	15.48	0.00	31	13.82	0.00	16	5.24	0.03	16	0.32	0.27
15	13	100.43	0.00	23	0.85	0.22	23	5.38	0.03	12	2.79	0.09	12	13.28	0.00
16	18	0.00	0.88	33	16.56	0.00	33	16.96	0.00	17	5.83	0.02	17	0.89	0.20

In bold are the best models ($\Delta AICc = 0$) for each analysis.

K = number of parameters

w_i = Akaike weight

Table S3. Effect of habitat characteristics on the number of hatchlings of early and late tree swallow settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, according to the second and third best models in terms of AICc (Table S2).

Explanatory variable	Estimate (95% confidence interval)							
	Early settlers				Late settlers			
	2nd best $w = 0.22$		3rd best $w = 0.18$		2nd best $w = 0.34$		3rd best $w = 0.12$	
	Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated
Forest 100 m								
Forest 500 m								
Forage crops 500 m								
Forest 500 m × Forage crops 500 m								
Water 10 km								
Insects	0.01 (0.00, 0.03)	0.02 (-0.20, 0.23)					0.02 (-0.01, 0.04)	0.04 (-0.15, 0.22)
Competitor density	-0.01 (-0.03, 0.01)	0.20 (0.01, 0.39)						
Density @ t-1	0.02 (0.00, 0.04)	-0.16 (-0.36, 0.03)	0.03 (0.01, 0.04)	-0.28 (-0.44, -0.12)			0.03 (0.01, 0.05)	-0.10 (-0.28, 0.08)
Success @ t-1	0.00 (-0.02, 0.01)	-0.16 (-0.33, 0.01)	-0.01 (-0.02, 0.01)	-0.17 (-0.34, 0.00)			0.02 (0.00, 0.04)	-0.20 (-0.39, 0.00)
Temperature	-0.02 (-0.03, 0.00)	0.24 (-0.09, 0.56)	-0.01 (-0.03, 0.00)	0.24 (-0.09, 0.57)			-0.02 (-0.06, 0.01)	0.03 (-0.17, 0.22)
Precipitations	0.01 (0.00, 0.03)	0.01 (-0.17, 0.19)	0.01 (0.00, 0.03)	0.03 (-0.15, 0.21)			0.01 (-0.01, 0.03)	-0.13 (-0.31, 0.05)
Longitude	0.01 (-0.01, 0.03)	0.09 (-0.10, 0.28)	0.02 (0.00, 0.03)	0.05 (-0.13, 0.23)			0.01 (-0.01, 0.03)	0.02 (-0.18, 0.21)
Latitude	-0.02 (-0.04, 0.00)	0.03 (-0.14, 0.20)	-0.02 (-0.04, 0.00)	0.04 (-0.13, 0.21)			0.01 (-0.01, 0.03)	0.01 (-0.18, 0.20)

Predictors were standardized (zero mean, unit variance). The Akaike weight of each model is presented along with the estimates and their 95% confidence intervals. Estimates for which the confidence interval excludes zero are in bold.

Table S4. Effect of habitat characteristics on the fledging success of early and late tree swallow settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, according to the second and third best models in terms of AICc (Table S2).

Explanatory variable	Estimate (95% confidence interval)							
	Early settlers				Late settlers			
	2nd best $w = 0.25$		3rd best $w = 0.13$		2nd best $w = 0.27$		3rd best $w = 0.22$	
	Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated
Forest 100 m			-0.45 (-0.68, -0.21)	-0.45 (-0.69, -0.21)			-0.45 (-0.68, -0.21)	-0.45 (-0.69, -0.21)
Forest 500 m			-0.27 (-0.60, 0.06)	-0.23 (-0.57, 0.12)			-0.27 (-0.60, 0.06)	-0.23 (-0.57, 0.12)
Forage crops 500 m			-0.15 (-0.46, 0.17)	-0.16 (-0.48, 0.16)			-0.15 (-0.46, 0.17)	-0.16 (-0.48, 0.16)
Forest 500 m × Forage crops 500 m			-0.17 (-0.48, 0.14)	-0.16 (-0.47, 0.15)			-0.17 (-0.48, 0.14)	-0.16 (-0.47, 0.15)
Water 10 km			-0.13 (-0.53, 0.27)	-0.12 (-0.53, 0.28)			-0.13 (-0.53, 0.27)	-0.12 (-0.53, 0.28)
Insects	0.09 (-0.06, 0.23)			-0.11 (-0.29, 0.07)	0.09 (-0.06, 0.23)			-0.11 (-0.29, 0.07)
Competitor density		-0.01 (-0.17, 0.15)	-0.14 (-0.34, 0.06)			-0.01 (-0.17, 0.15)	-0.14 (-0.34, 0.06)	
Density @ t-1	-0.08 (-0.24, 0.09)	-0.08 (-0.26, 0.09)	-0.48 (-0.68, -0.28)	-0.45 (-0.64, -0.26)	-0.08 (-0.24, 0.09)	-0.08 (-0.26, 0.09)	-0.48 (-0.68, -0.28)	-0.45 (-0.64, -0.26)
Success @ t-1	-0.23 (-0.36, -0.11)	-0.24 (-0.36, -0.11)	0.42 (0.27, 0.56)	0.41 (0.26, 0.56)	-0.23 (-0.36, -0.11)	-0.24 (-0.36, -0.11)	0.42 (0.27, 0.56)	0.41 (0.26, 0.56)
Temperature	0.22 (-0.10, 0.55)	0.26 (-0.05, 0.58)	-0.17 (-0.64, 0.30)	-0.14 (-0.62, 0.33)	0.22 (-0.10, 0.55)	0.26 (-0.05, 0.58)	-0.17 (-0.64, 0.30)	-0.14 (-0.62, 0.33)
Precipitations	0.07 (-0.04, 0.18)	0.08 (-0.03, 0.19)	-0.01 (-0.14, 0.12)	-0.01 (-0.14, 0.12)	0.07 (-0.04, 0.18)	0.08 (-0.03, 0.19)	-0.01 (-0.14, 0.12)	-0.01 (-0.14, 0.12)
Longitude	0.21 (-0.13, 0.54)	0.23 (-0.11, 0.56)	0.17 (-0.20, 0.55)	0.21 (-0.18, 0.60)	0.21 (-0.13, 0.54)	0.23 (-0.11, 0.56)	0.17 (-0.20, 0.55)	0.21 (-0.18, 0.60)
Latitude	-0.17 (-0.49, 0.14)	-0.17 (-0.48, 0.14)	-0.48 (-0.79, -0.18)	-0.47 (-0.78, -0.16)	-0.17 (-0.49, 0.14)	-0.17 (-0.48, 0.14)	-0.48 (-0.79, -0.18)	-0.47 (-0.78, -0.16)

Predictors were standardized (zero mean, unit variance). The Akaike weight of each model is presented along with the estimates and their 95% confidence intervals. Estimates for which the confidence interval excludes zero are in bold.

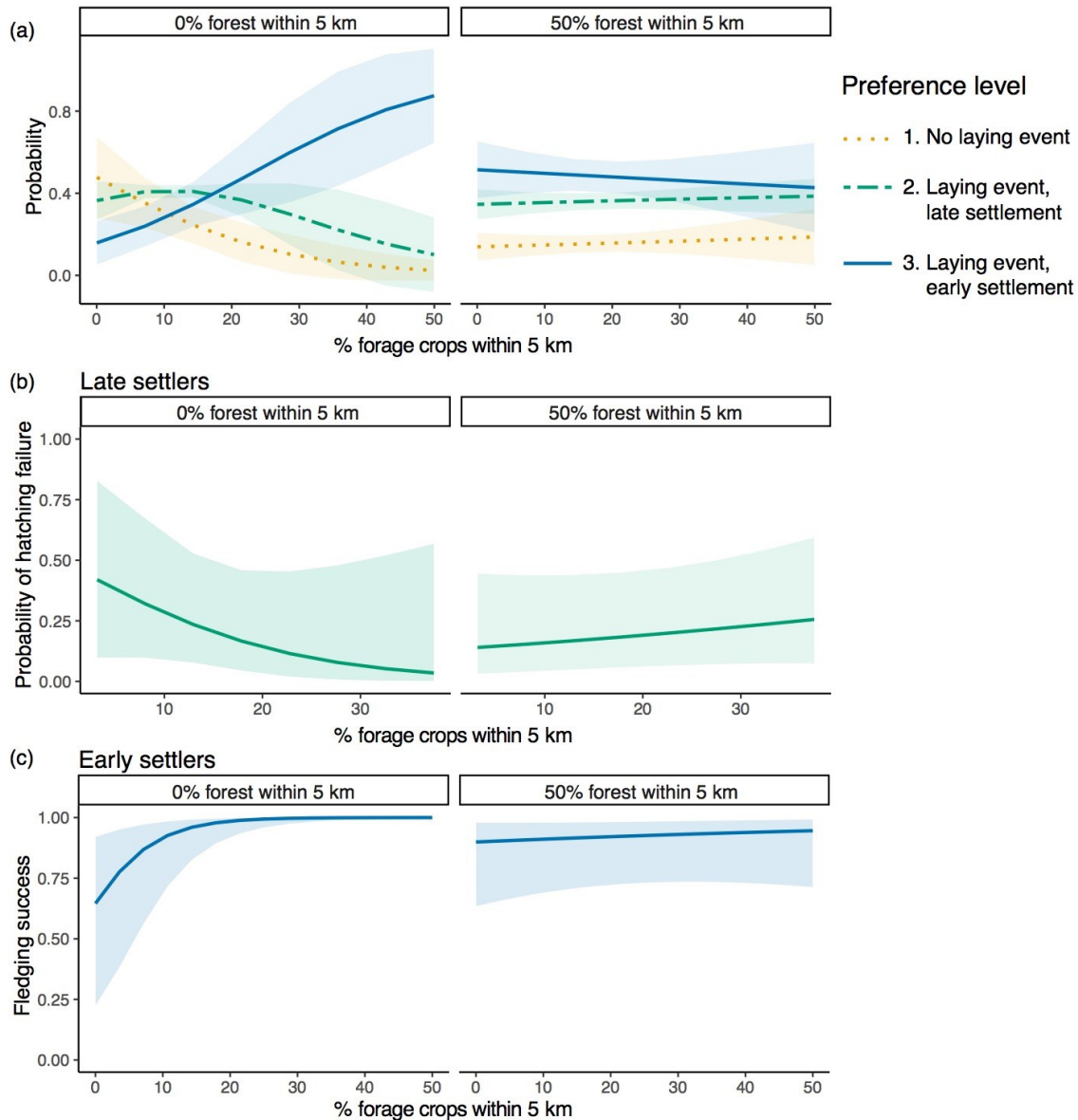


Figure S3. The effect of agricultural intensity and openness of landscape within 5 km around nest box on a) nest box preference, b) probability of hatching failure of late settlers, and c) fledging success of early settlers for tree swallows in a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018.

Preference predictions were based on an ordinal mixed logistic regression (model #16 in Table S1). $N = 2915$ potential breeding attempts. Probability of hatching failure model-averaged predictions were made on the list of models presented in Table S1. $N = 891$ clutches. Fledging success model-averaged predictions were made on the list of models presented in Table S1. $N = 953$ broods. See table S5 Akaike weights of each analysis. Other variables in the models were kept at their average value. Shaded areas represent 95% confidence intervals.

Table S5. Results of the model selections made on the candidate models presented in Table S1 for the different response variables: nest box preference, number of hatchlings and fledging success of tree swallows in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, using a 5-km rather than 500-m scale for forage crops and forest cover.

Candidate model	Preference			Number of hatchlings						Fledging success					
				Early settlers			Late settlers			Early settlers			Late settlers		
	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i	K	$\Delta AICc$	w_i
0	5	289.72	0.00	7	24.39	0.00	7	2.49	0.08	4	23.02	0.00	4	54.63	0.00
1	9	281.68	0.00	15	20.30	0.00	15	9.30	0.00	8	26.57	0.00	8	57.28	0.00
2	14	151.51	0.00	25	27.96	0.00	25	3.53	0.05	13	11.70	0.00	13	45.91	0.00
3	10	283.09	0.00	17	20.37	0.00	17	12.05	0.00	9	26.96	0.00	9	54.34	0.00
4	10	283.18	0.00	17	1.42	0.16	17	7.50	0.01	9	28.59	0.00	9	59.33	0.00
5	11	121.81	0.00	19	2.30	0.10	19	1.36	0.14	10	15.88	0.00	10	11.84	0.00
6	15	152.81	0.00	27	28.41	0.00	27	5.87	0.01	14	12.01	0.00	14	44.33	0.00
7	15	153.47	0.00	27	12.56	0.00	27	0.00	0.27	14	13.50	0.00	14	47.99	0.00
8	16	14.40	0.00	29	14.65	0.00	29	2.23	0.09	15	0.00	0.42	15	0.00	0.26
9	11	284.56	0.00	19	2.63	0.09	19	10.18	0.00	10	29.00	0.00	10	56.40	0.00
10	12	120.90	0.00	21	2.44	0.10	21	3.42	0.05	11	16.62	0.00	11	11.18	0.00
11	12	102.71	0.00	21	0.00	0.33	21	3.64	0.04	11	17.63	0.00	11	12.31	0.00
12	16	154.75	0.00	29	13.92	0.00	29	1.71	0.11	15	13.97	0.00	15	46.42	0.00
13	17	13.84	0.00	31	15.58	0.00	31	4.78	0.02	16	0.93	0.27	16	0.13	0.24
14	17	2.74	0.20	31	13.17	0.00	31	2.48	0.08	16	1.52	0.20	16	0.07	0.25
15	13	99.15	0.00	23	0.81	0.22	23	5.49	0.02	12	18.53	0.00	12	11.50	0.00
16	18	0.00	0.80	33	14.69	0.00	33	4.24	0.03	17	2.66	0.11	17	0.03	0.25

In bold are the best models ($\Delta AICc = 0$) for each analysis.

K = number of parameters

w_i = Akaike weight

Table S6. Determinants of nest box preference in tree swallows and their effect on the reproductive success of early and late settlers in a nest box network in southern Québec, Canada, between 2009 and 2018, using a 5-km rather than 500-m scale for forage crops and forest cover.

Explanatory variable	Estimate (95% confidence interval)						
	Preference <i>N</i> = 2915	Number of hatchlings				Fledging success	
		Early settlers <i>N</i> = 1268		Late settlers <i>N</i> = 891		Early settlers <i>N</i> = 953	Late settlers <i>N</i> = 644
		Conditional	Zero-inflated	Conditional	Zero-inflated		
Forest 100 m	-0.58 (-0.70, -0.46)			-0.01 (-0.03, 0.01)	0.12 (-0.04, 0.29)	0.10 (-0.07, 0.28)	-0.49 (-0.71, -0.27)
Forest 5 km	0.21 (-0.07, 0.48)			0.05 (0.01, 0.08)	-0.07 (-0.39, 0.25)	-0.44 (-0.93, 0.06)	0.06 (-0.35, 0.48)
Forage crops 5 km	0.15 (-0.04, 0.34)			0.00 (-0.04, 0.03)	-0.21 (-0.51, 0.09)	0.53 (0.26, 0.80)	-0.03 (-0.33, 0.27)
Forest 5 km× Forage crops 5 km	-0.28 (-0.50, -0.06)			-0.03 (-0.06, 0.01)	0.61 (0.27, 0.95)	-0.58 (-0.90, -0.26)	-0.16 (-0.48, 0.16)
Water 10 km	-0.11 (-0.37, 0.15)			-0.01 (-0.04, 0.02)	-0.16 (-0.47, 0.15)	0.57 (0.13, 1.01)	-0.20 (-0.60, 0.20)
Insect biomass	0.12 (0.01, 0.24)						
Competitor density	0.26 (0.13, 0.38)	-0.01 (-0.03, 0.01)	0.22 (0.02, 0.41)	-0.01 (-0.03, 0.01)	0.24 (0.06, 0.42)		
Density @ t-1	0.69 (0.55, 0.82)	0.02 (0.00, 0.04)	-0.15 (-0.35, 0.05)			-0.02 (-0.19, 0.15)	-0.45 (-0.64, -0.26)
Success @ t-1	0.39 (0.30, 0.48)	-0.01 (-0.02, 0.01)	-0.16 (-0.33, 0.02)			-0.25 (-0.38, -0.13)	0.40 (0.25, 0.55)
Temperature	-0.01 (-0.15, 0.14)	-0.01 (-0.03, 0.00)	0.24 (-0.08, 0.56)	-0.01 (-0.05, 0.02)	-0.04 (-0.23, 0.16)	0.25 (-0.04, 0.55)	-0.16 (-0.63, 0.31)
Precipitations	-0.15 (-0.24, -0.07)	0.01 (0.00, 0.03)	0.01 (-0.17, 0.19)	0.01 (-0.01, 0.03)	-0.16 (-0.34, 0.02)	0.05 (-0.06, 0.16)	-0.02 (-0.15, 0.10)
Longitude	-0.24 (-0.53, 0.04)	0.01 (-0.01, 0.03)	0.10 (-0.09, 0.28)	-0.01 (-0.05, 0.03)	0.26 (-0.09, 0.61)	-0.19 (-0.68, 0.30)	0.07 (-0.36, 0.50)
Latitude	0.00 (-0.22, 0.21)	-0.02 (-0.04, 0.00)	0.04 (-0.13, 0.21)	0.03 (0.00, 0.05)	-0.21 (-0.46, 0.04)	0.22 (-0.15, 0.59)	-0.39 (-0.73, -0.05)

Coefficients come from an ordinal logistic mixed regression for preference, a zero-inflated GLMM using generalized Poisson distribution and log link function for the number of hatchlings and GLMM using binomial error distribution and logit link function for fledging success. Predictors were standardized (zero mean, unit variance). For each analysis we present the coefficients of the model that ranked best in terms of AICc, their 95% confidence intervals and the sample size. See Table 1 for definitions the variables and Table S5 for results of the model selection. Estimates for which the confidence interval excludes zero are in bold

CHAPITRE 3

DISCUSSION ET CONCLUSION

3.1 Retour sur les résultats

L'objectif général de ce projet était de mieux comprendre le comportement de sélection d'habitat chez une population d'Hirondelle bicolore nichant dans un système de nichoirs en milieux agricoles dans le Sud du Québec, et ce, afin d'identifier des mécanismes potentiels de trappes écologiques. Les objectifs spécifiques étaient de : (1) identifier les caractéristiques environnementales et sociales de l'habitat qui sont potentiellement utilisées par les individus pour en évaluer la qualité; et (2) déterminer si ces caractéristiques constituent de bons indicateurs de la qualité réelle de l'habitat, et ce, séparément pour les individus qui se sont établis tôt et tard. En comparant la relation de chaque caractéristique de l'habitat à la préférence du nichoir et à sa qualité réelle, telle que définie par deux composantes du succès reproducteur, j'ai pu déterminer dans quelles mesures elles contribuaient à éloigner la sélection d'habitat d'un scénario idéal.

Mon étude a d'abord permis de dresser un portrait assez détaillé des caractéristiques environnementales et sociales de l'habitat qui orientent la sélection d'habitat des hirondelles, et ce, dans l'environnement fortement anthropisé qu'offrent les milieux agricoles. Ensuite, ce projet a permis d'identifier des mécanismes potentiels de trappes écologiques agissant sur un sous-échantillon d'individus en fonction de leur date d'établissement. Cette information est d'autant plus intéressante compte tenu du déclin de cet insectivore aérien (Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010; Shutler *et al.*, 2012), pour lequel les mesures de conservations peuvent prendre la forme d'installation de nichoirs (Cornell Lab of Ornithology, 2020). Mes résultats pourraient ainsi aider à perfectionner les programmes de nichoirs en sélectionnant davantage des milieux qui risquent d'être préférés par l'Hirondelle bicolore basé sur plusieurs caractéristiques de l'habitat, et qui constituent réellement des habitat de qualité supérieure.

3.1.1. Déterminants de préférence

J'ai trouvé que le contexte paysager, la disponibilité en nourriture au printemps ainsi que l'information sociale issue des individus d'une autre espèce (hétérospécifiques) et de la même espèce (consécifiques) étaient tous des facteurs déterminant la préférence de nichoirs de l'Hirondelle bicolore. Ceci souligne la complexité du comportement de sélection d'habitat chez une espèce utilisant des cavités secondaires et qui peut ainsi être perçue comme moins sélective en raison de la rareté des cavités naturelles (Chalfoun et Schmidt, 2012; Robertson *et al.*, 2013). D'ailleurs, plusieurs études antérieures ont porté sur l'influence des caractéristiques des cavités sur les préférences de sites de nidification des hirondelles, sans s'attarder aux caractéristiques de l'habitat (Edworthy *et al.*, 2018; Rendell et Robertson, 1989; Robles et Martin, 2013). Mon étude permet donc, en contrôlant les caractéristiques de cavités à l'aide de nichoirs, de souligner l'importance de plusieurs caractéristiques de l'habitat.

3.1.1.1 *Contexte paysager*

Mes résultats suggèrent d'abord que les hirondelles sélectionnaient préférentiellement les nichoirs dont la forêt à l'intérieur d'un rayon de 100 m était peu abondante. Cela est en accord avec deux études précédentes qui ont montré que l'Hirondelle bicolore préférait nicher près des milieux ouverts, et ce, dans une grille de nichoirs de même que dans des cavités naturelles (Rendell and Robertson, 1990; Robles and Martin, 2013). Cette préférence pourrait viser à faciliter la défense du nid contre les prédateurs, qui pourraient d'ailleurs être plus actifs et/ou abondants près des lisières forestières (Chalfoun *et al.*, 2002; Lahti, 2001), ou à maximiser l'aire de vol pouvant être utilisé pour la quête alimentaire à proximité du nid (Rendell et Robertson 1990, Robles et Martin 2013).

Mes résultats montrent également que les préférences associées au type d'agriculture variaient en fonction de l'abondance de forêt, et ce, dans un rayon de 500 m autour du nichoir. En milieux plus ouverts, les hirondelles préféraient une grande abondance de cultures fourragères, alors que

l'inverse était vrai lorsque la forêt était plus abondante. Ceci pourrait être dû à la structure de paysage relative au gradient d'intensification agricole de notre système, les cultures fourragères étant généralement cultivées sur de plus petites parcelles et en milieux plus forestiers (Bélanger and Grenier, 2002). Les hirondelles pourraient donc préférer des milieux ouverts moins fragmentés pour faciliter la quête alimentaire, tout en étant attirées par le verdissement précoce du couvert permanent offert par les cultures fourragères. (Thorup *et al.*, 2017).

Finalement, la seule variable de paysage étudiée qui n'était pas associée à la préférence de nidification est l'abondance de plans et cours d'eau, ainsi que de milieux humides, à l'intérieur d'un rayon de 10 km. Ceci est particulièrement étonnant considérant que l'Hirondelle bicolor est connue pour être associée à ces milieux, utilisés principalement pour l'alimentation (Winkler *et al.*, 2011). Toutefois, il est à noter que notre capacité à détecter les effets de l'eau est limitée par la faible variabilité des fermes, dont la couverture en eau et milieux humides dans un rayon de 10 km varie seulement entre 1 et 11%. Notre système ne fait toutefois pas exception parmi les paysages agricoles, où des zones humides ont été drainées et se font maintenant rares (Blann *et al.*, 2009).

3.1.1.2 Disponibilité en nourriture

Mes résultats ont également révélé une préférence de l'Hirondelle bicolor pour les habitats qui avaient une plus forte disponibilité en insectes au printemps. Peu d'études ont réussi à montrer que la disponibilité de proies affectait la sélection d'habitat chez des oiseaux insectivores (Burke et Nol, 1998; Petit et Petit, 1996), et encore moins chez des insectivores aériens (Brown et Brown, 1996; English *et al.*, 2017; Forsman *et al.*, 1998; Redmond *et al.*, 2009). À ma connaissance, cette étude est la première qui montre que la préférence d'habitat de l'Hirondelle bicolor est liée à la disponibilité de proies, information d'autant plus intéressante considérant le contexte agricole de l'étude et le déclin de cette espèce dans la portion nord-est de son aire de distribution (Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010; Shutler *et al.*, 2012).

3.1.1.3 *Information sociale hétérospécifique*

Pour ce qui est de l'information sociale issue des hétérospécifiques, j'ai trouvé une préférence des Hirondelles bicolores pour les fermes où leur principal compétiteur, c'est-à-dire le Moineau domestique, étaient plus abondant. Pourtant, une autre étude portant sur la compétition entre ces deux espèces dans notre système avait révélé que l'occupation des nids d'Hirondelle bicolore diminuait avec la densité de Moineau domestique lorsqu'évaluée par points d'écoute (Robillard *et al.*, 2013). Puisque j'ai contrôlé pour la longitude et la latitude dans mes modèles, il est peu probable que la tendance observée dans la présente étude soit due à une plus forte densité de Moineau domestique plus près des voies migratoires par lesquelles les hirondelles arrivent sur l'aire d'étude. Toutefois, elle pourrait potentiellement s'expliquer par une détectabilité des fermes qui augmente avec la densité de moineaux (Stamps *et al.*, 2005), ce qui pourrait faire en sorte que les fermes ayant une forte densité de moineaux soient les premières visitées par les hirondelles à leur arrivée. D'ailleurs, il semble d'autant plus logique que l'Hirondelle bicolore ait évolué pour être attirée par une haute densité d'hétérospécifiques puisque les cavités secondaires sont rares, alors les pressions de sélection pour trouver ces cavités ont dû être fortes. Alternativement, pour les oiseaux migrateurs, la densité d'individus d'une espèce résidente qui partage des besoins écologiques similaires peut être utilisée pour évaluer la qualité de l'habitat, avec l'avantage d'être disponible en début de saison (Kivelä *et al.*, 2014; Mönkkönen *et al.*, 1999; Seppänen *et al.*, 2007; Thomson *et al.*, 2003).

3.1.1.4 *Information sociale conspécifique*

Mes résultats montrent une préférence pour les fermes ayant eu une forte densité de conspécifiques lors de la saison de reproduction précédente, suggérant qu'il y ait attraction conspécifique chez cette espèce. Ce résultat n'est pas très surprenant étant donné que l'Hirondelle bicolore est généralement considérée comme une espèce semi-coloniale puisqu'elle se reproduit souvent en agrégation (Winkler *et al.*, 2011). Toutefois, la majorité des études pourtant sur l'Hirondelle bicolore prennent place dans des systèmes de nichoirs (Jones,

2003), et sa distribution en nature risque plutôt de suivre la disponibilité et la qualité des cavités naturelles (Holt et Martin, 1997; Robles et Martin, 2013, 2014), et donc d'être hautement variable. Il est donc intéressant que mon étude souligne une préférence pour des densités plus élevées, qui pourraient compter plusieurs bénéfices : détectabilité accrue des parcelles d'habitat (King et Cowlishaw, 2007; Stamps, 2001), accès à plus de partenaires potentiels et d'opportunités de copulations hors couple (Charmantier et Perret, 2004; Griffith *et al.*, 2002; Lessard *et al.*, 2014) et détectabilité et défense accrues contre les prédateurs (Smith, 1986; Turner et Pitcher, 1986). Il serait toutefois pertinent de s'intéresser au rôle de la philopatrie dans cette tendance : est-ce que les individus qui ont sélectionné des nichoirs tôt en milieux de haute densité s'y étaient reproduits l'année précédente? Est-ce que les individus qui ne s'étaient pas reproduit l'année précédente (i.e., étaient non reproducteurs ou juvéniles) préfèrent également les habitats plus densément peuplés?

Finalement, mes résultats montrent également une préférence des hirondelles pour les fermes où le succès reproducteur moyen des conspécifiques était élevé lors de la saison de reproduction précédente, ce qui appuie les résultats de deux études précédentes issues de ce système d'étude qui ont montré l'importance du succès reproducteur passé sur la probabilité d'occupation, mais à l'échelle du nichoir (Ghilain et Bélisle, 2008; Robillard *et al.*, 2013). Une autre étude a également montré que le succès reproducteur personnel influence les décisions de dispersion puisque les femelles sont plus susceptibles de disperser si elles ont subi un échec lors de la saison précédente (Lagrange *et al.*, 2017). Il serait donc, encore une fois, pertinent d'investiguer l'utilisation de l'information publique par les individus qui étaient non reproducteurs ou juvéniles lors de l'année précédente puisqu'ils n'ont pas accès à une information personnelle relative à leur propre performance reproductrice passée (Boulinier et Danchin, 1997; Doligez *et al.*, 2004).

Il est à noter que la présence d'individus dans le passé et leur performance peuvent également être déduites de manière indirecte, par exemple par l'observation des nids (Rendell and Verbeek, 1996; Ringhofer and Hasegawa, 2014). Dans notre cas, puisque les nichoirs étaient vidés chaque

automne, une telle observation des nids pouvait se faire seulement avant la migration, à la fin de l'été. Par contre, il n'est pas impossible que les individus se fient également à l'état des nichoirs au printemps qui, même s'ils ont été vidés, peuvent porter des traces de fèces indiquant la présence d'oisillons dans le passé.

3.1.2. Prédicteurs de qualité d'habitat

Puisque plusieurs sources d'information, à la fois environnementales et sociales, sont potentiellement utilisées par l'Hirondelle bicolore pour évaluer les habitats, cette espèce pourrait être moins susceptible d'être sujette à une trappe écologique sévère (Hale *et al.*, 2015; Pärt *et al.*, 2011; Valone et Templeton, 2002). J'ai toutefois détecté plusieurs découplages entre les préférences pour des caractéristiques d'habitat et leur lien au succès reproducteur qui contribuent à l'éloignement d'une sélection d'habitat idéale. Ces découplages prenaient deux formes : (1) une caractéristique d'habitat était associée à la préférence, mais pas au succès reproducteur; et, forme plus sévère, (2) la relation entre une caractéristique et la préférence allait dans le sens opposé de sa relation au succès reproducteur.

3.1.2.1 *Contexte paysager*

Parmi les découplages de la première forme, le contexte paysager agricole à 500 m influençait la préférence de nichoir, mais n'était associé ni au nombre d'oisillons nés, ni au succès d'envol. Cette absence d'effet est assez surprenante considérant que plusieurs études précédentes ont montré une augmentation de la performance de reproduction avec la quantité de cultures fourragères dans notre système, toutefois en utilisant un rayon de 5 km, qui représente la distance maximale parcourue par les adultes pour l'alimentation des oisillons (Daoust *et al.*, 2012; Ghilain et Bélisle, 2008; Porlier *et al.*, 2009). J'ai donc refait mes analyses en utilisant une échelle de 5 km pour l'interaction entre les cultures fourragères et la forêt afin d'évaluer dans quelles mesures ces résultats étaient reproductibles. J'ai d'abord détecté les mêmes patrons suggérant une préférence pour les cultures fourragères en milieux ouverts, mais j'ai également

trouvé que le succès d'envol des individus établis tôt augmentait avec les cultures fourragères et que la probabilité d'un échec d'éclosion des individus établis tard diminuait avec les cultures fourragères, et ce principalement en milieux ouverts. Si l'on considère uniquement l'échelle de 5 km, le paysage agricole serait donc associé à une sélection d'habitat idéale. Or, une sélection de modèles par AICc a révélé que les échelles de moins de 500 m avaient un meilleur pouvoir prédictif de la préférence (quoi qu'un léger minimum local fût présent à 5 km si l'on considère les échelles de plus de 1 km).

Il semblerait donc que le paysage agricole influence le succès reproducteur à une échelle plus grande que la préférence, ce qui peut paraître contre-intuitif puisque les hirondelles parcourent vraisemblablement de plus grandes distances lors de la sélection d'habitat pour explorer et chercher des partenaires de reproduction (Lessard *et al.*, 2014; Stapleton et Robertson, 2006), alors qu'elles resteraient plus près du nid lors de l'alimentation des oisillons (McCarty et Winkler, 1999). Toutefois, c'est entre autres à travers la disponibilité en nourriture que le type de paysage devrait affecter le succès reproducteur des hirondelles, or une partie des arthropodes consommés par les hirondelles constituent du « plancton aérien », c'est-à-dire que leur capacité de vol limité rend leurs déplacements dépendants des conditions atmosphériques, dont le vent (Drake and Farrow, 1989; Dreelin *et al.*, 2018; Russell, 1999). Par conséquent, la disponibilité de nourriture d'un habitat donné est susceptible de varier non seulement en fonction des arthropodes qui y sont produits, mais également en fonction de ceux qui sont produit dans les paysages environnants, des conditions atmosphériques et de la résistance du milieu au déplacement du plancton aérien (Drake and Farrow, 1989; Russell and Wilson, 1996). Ceci engendre potentiellement du bruit dans la relation entre le paysage et le succès reproducteur des hirondelles, et pourrait expliquer pourquoi des effets sont détectés seulement à de plus grandes échelles spatiales. À la lumière de mes résultats, il serait intéressant de réitérer les analyses de Ghilain et Bélisle (2008) en ce qui a trait à la relation entre le succès reproducteur et le paysage à différentes échelles spatiales, cette fois-ci en utilisant un jeu de données à jour, qui compte maintenant jusqu'à 14 années, ainsi que les données de paysage à plus petites échelles, récoltées depuis 2006, afin de nuancer davantage l'idée selon laquelle les cultures fourragères constituent

des habitats de qualité supérieure. Il serait aussi intéressant d'investiguer le rôle de la disponibilité de nourriture dans cette relation, maintenant que des données d'insectes sont disponibles.

Ces analyses subséquentes utilisant un rayon de 5 km pour les cultures fourragères et la forêt ont également révélé que le succès d'envol des individus établis tôt augmentait avec la couverture en eau et en milieux humides à 10 km. Considérant que notre capacité à détecter ces effets est vraisemblablement limitée, cette observation vient confirmer l'importance de l'eau et des milieux humides pour la reproduction des hirondelles, quoique leur impact sur la sélection du site de nidification reste incertain. La comparaison des milieux agricoles avec des environnements plus près de ceux utilisés par les hirondelles nichant dans des cavités naturelles, qui sont souvent situés à proximité de plans et cours d'eau et/ou de milieux humides, permettrait potentiellement de mieux évaluer l'importance de cette composante du paysage pour la sélection d'habitat et de mieux quantifier ses impacts sur le succès reproducteur.

3.1.2.2 Disponibilité en nourriture

Pour ce qui est de la disponibilité en nourriture, l'absence de lien avec le succès reproducteur est peu surprenante considérant sa faible prédictibilité saisonnière qui pourrait être due à une utilisation de pesticides modulant la phénologie et l'abondance des insectes au cours de la saison (Bellavance *et al.*, 2018; Mulé *et al.*, 2017; Pisa *et al.*, 2015; Rioux Paquette *et al.*, 2013). Ainsi, les fermes qui avaient une grande abondance d'insectes au moment de la sélection d'habitat n'avaient pas nécessairement plus d'insectes au moment du nourrissage des oisillons; parfois même elles en avaient moins (corrélation négative). Par ailleurs, il est à noter que j'ai utilisé la biomasse d'insectes sans faire de tri pour sélectionner les taxons qui se retrouvent en plus grande abondance dans le régime alimentaire des hirondelles (e.g., Diptères; Bellavance *et al.* 2018) et sans les dénombrer. Somme toute, mon étude ne permet donc pas de conclure que la disponibilité en insectes n'affecte pas le succès reproducteur, mais suggère plutôt que l'usage

de cette source d'information pour la sélection de nichoir est non adaptatif dans un contexte agricole.

3.1.2.3 *Information sociale hétéro- et conspécifique*

Contrairement à mon hypothèse stipulant que l'information sociale mènerait à une sélection d'habitat adaptative, j'ai trouvé des découplages de la deuxième forme pour la densité de compétiteurs ainsi que la densité de conspécifiques et leur succès reproducteur lors de l'année précédente. D'abord, les fermes ayant une plus grande densité de Moineau domestique étaient préférées, mais entraînaient également une plus forte probabilité que les hirondelles subissent un échec d'éclosion du fait que la compétition pour les nichoirs peut entraîner des interactions létales, l'usurpation de la cavité, ainsi que la disparition et la prédation des œufs d'hirondelles (Robillard *et al.*, 2013; Winkler *et al.*, 2011).

Ensuite, une plus forte densité de conspécifiques lors de l'année précédente était préférée, mais était également associée à une diminution du succès d'envol des individus établis tard. Les coûts potentiels de se reproduire en agrégation incluent des facteurs densité-dépendants tels que la compétition par interférence et par épuisement des ressources (Fretwell et Lucas, 1970; Sutherland, 1996; Winkler *et al.*, 2011) et l'augmentation de la prédation et de la transmission des parasites (Møller, 1989). Mes résultats suggèrent que ces coûts pourraient l'emporter sur les avantages de l'utilisation de la densité de conspécifiques comme indice de qualité d'habitat, et ce, pour les individus établis tard seulement. Ceux-ci pourraient être plus vulnérables, car ils sont en moyenne moins expérimentés et en moins bonne condition corporelle, donc plus susceptibles de subir des conséquences de la compétition intraspécifique, du parasitisme ou de la prédation. Alternativement, ces facteurs pourraient augmenter au cours de la saison et être ainsi plus dommageables pour les individus qui se reproduisent plus tard (Robles et Martin, 2013).

Finalement, les fermes présentant un plus grand succès reproducteur des conspécifiques lors de l'année précédente étaient préférées, mais étaient également associées à une légère diminution du succès d'envol des individus établis tôt. Il est clair que ce n'est pas le succès reproducteur passé qui affecte directement le succès reproducteur présent, mais que cette relation passe probablement par un (ou plusieurs) facteurs que nous n'avons pas mesuré(s). Par exemple, la présence de parasites dans les nids, dont la larve de mouche *Protocalliphora sialia*, pourrait potentiellement être à la base de cette relation, spécialement considérant que son abondance dans les nids augmente avec le nombre d'oisillons envolés et la date de ponte (Daoust *et al.*, 2012).

Somme toute, ces résultats permettent de conclure que l'installation de nichoirs à des fins de conservation de l'Hirondelle bicoloré en milieux agricoles devrait viser des milieux ouverts en zones d'agriculture non-intensive. Il serait aussi important de s'assurer que les nichoirs ne soient pas situés dans un environnement utilisé par le Moineau domestique. Finalement, les nichoirs devraient être regroupés, mais je recommanderais que ces agrégations comptent moins de dix nichoirs.

3.2 Limites du projet et perspectives

3.2.1. Étude des trappes écologiques

Les trappes écologiques posent des risques réels pour la conservation des populations animales, particulièrement celles qui utilisent des habitats anthropisés (Delibes *et al.*, 2001; Donovan et Thompson, 2001; Kokko et Sutherland, 2001; Robertson et Blumstein, 2019). C'est précisément pour cette raison qu'il est nécessaire d'étudier ces espèces en ce sens. Pourtant, les études portant sur les trappes écologiques ont presque exclusivement été publiées dans des revues scientifiques axées sur l'écologie, l'évolution et le comportement, et très peu dans des revues de gestion et de conservation de la faune (Battin, 2004; Robertson et Blumstein, 2019). Un récent article de Robertson et Blumstein (2018) a tenté de remettre les trappes écologiques et, plus généralement,

les trappes évolutives, dans un contexte plus appliqué. Les auteurs suggèrent l'ordre suivant pour étudier les trappes évolutives : (1) détecter des symptômes (par exemple, dans le cas des trappes écologiques, une forte densité d'individus dominants dans des habitats de faible qualité), (2) confirmer la présence d'une trappe, (3) en estimer les coûts en termes d'aptitude phénotypique, (4) identifier les causes, et (5) trouver des solutions concrètes agissant soit sur l'attraction de la ressource de qualité moindre, son accessibilité ou l'aptitude phénotypique des individus qui l'utilisent.

Ma recherche s'inscrit dans un contexte où des symptômes potentiels de trappe écologique avaient préalablement été détectés. Porlier *et al.* (2009) ont d'abord trouvé que les individus plus diversifiés génétiquement s'établissaient plus tôt et se retrouvaient dans les paysages agricoles plus intensifs, lesquels constitueraient des habitats de qualité moindre. Ensuite, Rioux Paquette *et al.* (2013) ont trouvé une augmentation saisonnière du nombre de Diptères moins prononcée dans ces paysages. Mon étude visait à mettre en évidence la présence d'une trappe écologique en identifiant une utilisation d'indicateurs de qualité d'habitat non adaptative. Par contre, mes résultats n'ont pas permis d'identifier une caractéristique d'habitat qui entraînerait une trappe écologique pour tous les individus de la population puisque les découplages observés ne s'appliquaient qu'à un sous-échantillon d'individus défini par leur date d'établissement. Ma recherche n'aura donc pas permis d'établir hors de tout doute qu'une trappe écologique menace la population d'Hirondelle bicolore nichant en milieux agricoles dans le Sud du Québec.

Mon approche a toutefois permis d'identifier des caractéristiques de l'habitat potentiellement utilisées par les individus comme indicateurs de qualité, ce qui m'a à la fois permis d'identifier des causes potentielles aux comportements sous-optimaux observés, mais également d'améliorer les connaissances générales sur mon espèce d'étude. Suivant le modèle de Robertson et Blumstein (2019), des recherches futures pourraient tenter de quantifier les conséquences démographiques de ces comportements afin d'évaluer s'ils contribuent à exacerber le déclin de la population. Ceci permettrait par ailleurs d'évaluer dans quelle mesure

la sélection d'habitat pourrait potentiellement être associée au déclin plus généralisé des insectivores aériens.

À la lumière de mes travaux, je constate que le comportement de sélection d'habitat est complexe et que son étude demande beaucoup de ressources. Pour mettre en évidence la présence d'une trappe écologique, il est nécessaire d'avoir au moins un indice de préférence et d'aptitude phénotypique associé à différents types d'habitats (Robertson et Hutto, 2006; Robertson *et al.*, 2013). J'ai eu la chance de travailler avec un jeu de données incluant des informations détaillées sur le succès reproducteur, le comportement et l'habitat de près de 3000 couples d'hirondelles à travers 10 années sur une aire géographique considérable. Toutefois, malgré l'ampleur de ce jeu de données, une limitation de mon projet réside dans la qualité de mes variables de préférence et d'aptitude phénotypique. D'abord, mes dates d'établissement ont été simplifiées à une dichotomie (tôt/tard) à cause d'une censure des données (*sensu* Fox, 2015) causée par des contraintes logistiques de terrain au fil des années. De plus, les dates d'établissement peuvent mal représenter la préférence des individus si des stratégies de sélection d'habitat alternatives existent dans la population (e.g., selon les classes d'âge) (Robertson et Hutto, 2006). Ensuite, mes variables d'aptitude phénotypique représentaient uniquement le succès reproducteur avant l'envol des oisillons, sans considération pour la survie des adultes et des juvéniles post-envol, qui est potentiellement influencée par plusieurs facteurs physiologiques, phénologiques et environnementaux (Boynton *et al.*, 2020; Clark *et al.*, 2018; Greño *et al.*, 2007; Monros *et al.*, 2002; Naef-Daenzer *et al.*, 2001).

Il ne fait pas de doute que ces deux types de données (préférence et aptitude phénotypique) sont difficiles à obtenir. Ceci explique en partie pourquoi la densité d'individus occupant un habitat, variable relativement facile à mesurer, est encore souvent utilisée pour quantifier soit la préférence ou la qualité des habitats (revue dans Robertson et Hutto, 2006), quoique ces utilisations soient largement contestées (Van Horne, 1983; Pärt *et al.*, 2007). Par ailleurs, les ressources limitées des organismes de conservations et des gestionnaires de la faune contraignent davantage l'identification des trappes écologiques et évolutives (Battin, 2004; Hale

et Swearer, 2016; Robertson et Blumstein, 2019). Étant donnée la rareté des recherches visant à les détecter, leur impact sur la conservation est probablement sous-estimé par rapport à d'autres sources de déclin de population (Robertson et Blumstein, 2019).

Il est donc essentiel de poursuivre la recherche visant à identifier de potentiels mécanismes de trappe, mais également de se questionner quant aux méthodes utilisées pour les mettre en évidence et leur accessibilité. Une méthode relativement rapide pourrait consister à comparer un indice de préférence et une composante d'aptitude phénotypique moyennes dans différents types d'habitats (tel que suggéré par Robertson et Hutto, 2006). Cette méthode est probablement suffisante lorsque la trappe écologique est sévère et que son mécanisme est simple, par exemple dans le cas des Goglus des Prés (*Dolichonyx oryzivorus*), qui préfèrent les fourrages aux prairies naturelles mais dont les nichées y subissent une forte mortalité suite à la récolte des foin (Bollinger *et al.*, 1990). Toutefois, cette méthode ne permettrait pas de détecter des mécanismes plus complexes venant de plusieurs caractéristiques de l'habitats qui ne sont pas parfaitement corrélées. Par exemple, dans ma situation, si j'avais simplement comparé la préférence et le succès reproducteur pour des fermes plus ou moins intensives, je n'aurais probablement pas été en mesure de détecter la potentielle trappe créée par le Moineau domestique et la densité de conspécifiques. De plus, des différences interindividuelles dans la susceptibilité d'être piégé (par exemple, en fonction de l'âge, de la condition corporelle ou de la phénologie) pourraient atténuer le signal et empêcher de détecter la trappe.

D'un autre côté, une méthode plus complète consisterait, comme dans le cas de mon projet, à tester de nombreux déterminants de préférence possibles et à évaluer leur effet sur plusieurs composantes d'aptitude phénotypique en considérant la variabilité des individus dans leur susceptibilité potentielle. Une trappe écologique moins sévère ou agissant seulement sur certains individus serait ainsi identifiable, en plus des mécanismes sous-jacents. Toutefois, la méthode que j'ai utilisée reste plus complexe et nécessite l'obtention de plus de données, d'autant plus que les résultats qui s'ensuivent devraient être interprétés avec prudence sachant que les relations entre caractéristiques de l'habitat, préférence et succès reproducteur peuvent être

modulées par d'autres facteurs tels que la densité d'individus (Greene et Stamps, 2001). Finalement, l'interprétation des résultats est plus nuancée par cette approche. Par exemple, les découplages plus sévères que j'ai observés entre la préférence et la qualité d'habitat ne s'appliquaient qu'à un sous-échantillon d'individus défini par leur date d'établissement, et à une seule mesure de succès reproducteur. Qui plus est, l'information conspécifique, quoiqu'elle ait été associée à un découplage sévère sous certaines conditions, pointait également vers une sélection idéale sous d'autres conditions. Ainsi, il n'est pas simple d'évaluer si les conséquences potentielles de ces découplages posent un risque réel pour la population à l'étude; ceci nécessiterait une étude subséquente.

3.2.2. Le nichoir comme outil de conservation

Mon étude soulève des questionnements quant à l'utilisation des nichoirs comme outil de conservation. Plusieurs effets bénéfiques de cette approche sur les espèces nichant dans des cavités secondaires ont déjà été rapportés dans la littérature. L'installation de nichoirs peut compenser pour une perte de vieux arbres portant des cavités due aux activités humaines, avec l'avantage que leur disponibilité est immédiate, alors que les cavités naturelles prennent plusieurs années à se former (Berthier *et al.*, 2012; Gibbons *et al.*, 2008; Lindenmayer *et al.*, 2009; Newton, 1994; Le Roux *et al.*, 2014). Qui plus est, par rapport aux cavités naturelles, les nichoirs sont souvent associés à une baisse du risque de prédation et une augmentation de la taille des couvées qui résulte en un plus grand nombre de jeunes à l'envol (Nilsson, 1984; Norris *et al.*, 2018; Purcell *et al.*, 1997; Robertson et Rendell, 1990). Par contre, si plusieurs études ont documenté le « succès » des nichoirs, souvent jugés par leur taux d'occupation à court terme (Haramis et Thompson, 1985; Lindenmayer *et al.*, 2009; Smith et Agnew, 2002), seulement quelques études se sont penchées sur l'éventualité que l'apport de nichoirs crée une sélection d'habitat non idéale (Demeyrier *et al.*, 2016; Mänd *et al.*, 2005). Pourtant, ce risque est bien présent et pourrait avoir d'importantes conséquences pour les espèces ciblées, d'autant plus qu'il s'agit généralement de populations en déclin.

Ma recherche a permis de souligner que les nichoirs peuvent exacerber les effets d'une compétition interspécifique qui n'est pas, ou très peu, présente en milieu naturel. En effet, le Moineau domestique est associé aux écosystèmes agricoles et urbains (Lowther et Cink, 2006), deux milieux offrant peu de cavités naturelles pouvant être utilisées par l'Hirondelle bicoloré. C'est donc possiblement l'apport de nichoirs en milieux agricoles qui a attiré les hirondelles à nicher dans notre système d'étude, créant de ce fait une compétition avec le Moineau domestique ayant des effets négatifs sur le succès reproducteur des hirondelles. Mes résultats suggèrent également que l'installation de nichoirs pourrait entraîner les individus à atteindre des densités supra-optimales. Une autre étude a également montré, chez la Mésange charbonnière (*Parus major*), que l'apport de nichoirs en forêt entraînait des densités élevées dans les habitats préférés, qui étaient associés à une diminution du succès reproducteur potentiellement causée par une pénurie de nourriture par individu et/ou l'interférence intraspécifique, au point de créer une trappe écologique (Mänd *et al.*, 2005, 2009).

L'installation de nichoirs comporte donc des risques. Qui plus est, son efficacité n'est pas garantie; elle peut, par exemple, mener à une surutilisation des nichoirs par les espèces communes et/ou exotiques, ainsi qu'une sous-utilisation par les espèces ciblées pour la conservation (Lindenmayer *et al.*, 2016, 2017; Le Roux *et al.*, 2016). Plusieurs études mentionnent l'importance de bien choisir le type de nichoirs, leurs dimensions, leur hauteur et leur orientation afin de maximiser leur efficacité comme outils de conservation (Goldingay *et al.*, 2015, 2020; Le Roux *et al.*, 2016), mais rares sont celles qui soulignent les risques de trappes écologiques. Plus d'études devraient donc tenter d'identifier des mécanismes par lesquels les nichoirs peuvent attirer les individus dans des habitats de qualité moindre. Ces informations pourraient ensuite être prises en compte afin d'augmenter l'efficacité des nichoirs à assurer le rétablissement des populations ciblées.

3.3 Conclusion

Cette étude aura permis de mieux comprendre le comportement de sélection d'habitat chez une population d'Hirondelle bicolore dans un système de nichoirs en milieux agricoles. Les résultats soulignent l'importance de plusieurs facteurs environnementaux et sociaux pour la sélection du site de nidification, incluant le contexte paysager, la disponibilité en nourriture et l'information sociale issue des hétéro- et conspécifiques, ce qui constitue un apport significatif pour cette espèce en déclin (Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010). Mon étude a également contribué à identifier des mécanismes qui éloignent d'une sélection d'habitat idéale dans un système de nichoirs, ce qui soulève des questionnements importants quant aux risques associés à l'utilisation de nichoirs comme outil de conservation, particulièrement dans les écosystèmes anthropisés. Afin de maximiser leur efficacité, les nichoirs installés en terres agricoles pour l'Hirondelle bicolore devraient être situés en milieux ouverts, en zones d'agriculture non-intensive, dans des environnements peu ou pas utilisés par le Moineau domestique et en agrégations, mais avec moins de dix nichoirs par site. Il serait pertinent de poursuivre l'étude de l'impact des nichoirs sur l'Hirondelle bicolore en comparant les milieux agricoles à des environnements moins perturbés et plus près du passé évolutif de l'espèce, tels les étangs à castor. Cela permettrait, entre autres, de mieux comparer les nombreuses études sur cette espèce qui prennent place dans des systèmes de nichoirs installés dans des environnements variés. Qui plus est, ces informations pourraient servir à bonifier davantage les programmes de nichoirs déjà en place pour cette espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrahams, M. V. (1986). Patch choice under perceptual constraints: a cause for departures from an ideal free distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 409–415.
- Arlt, D., and Pärt, T. (2007). Nonideal Breeding Habitat Selection : A Mismatch between Preference and Fitness. *Ecology* 88, 792–801.
- Battin, J. (2004). When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conserv. Biol.* 18, 1482–1491.
- Beauchamp, G., Belisle, M., and Giraldeau, L.-A. (1997). Influence of Conspecific Attraction on the Spatial Distribution of Learning Foragers in a Patchy Habitat. *J. Anim. Ecol.* 66, 671–682.
- Bélanger, L., and Grenier, M. (2002). Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landsc. Ecol.* 17, 495–507.
- Bellavance, V., Bélisle, M., Savage, J., Pelletier, F., and Garant, D. (2018). Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 96, 1053–1065.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., and Crick, H.Q.P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations : A historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* 39, 673–687.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188.
- Bernstein, C., Kacelnik, A., and Krebs, J.R. (1991). Individual Decisions and the Distribution of Predators in a Patchy Environment. II. The Influence of Travel Costs and Structure of the Environment. *J. Anim. Ecol.* 60, 205–225.
- Berthier, K., Leippert, F., Fumagalli, L., and Arlettaz, R. (2012). Massive Nest-Box Supplementation Boosts Fecundity, Survival and Even Immigration without Altering Mating and Reproductive Behaviour in a Rapidly Recovered Bird Population. *PLoS One* 7, e36028.
- Best, L.B. (1986). Conservation Tillage : Ecological Traps for Nesting Birds ? *Wildl. Soc. Bull.* 14, 308–317.
- Betts, M.G., Hadley, A.S., Rodenhouse, N., and Nocera, J.J. (2008). Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 2257–2263.

- Bêty, J., Gauthier, G., and Giroux, J. (2003). Body Condition, Migration, and Timing of Reproduction in Snow Geese: A Test of the Condition-Dependent Model of Optimal Clutch Size. *Am. Nat.* 162, 110–121.
- Bollinger, E.K. (1995). Successional Changes and Habitat Selection in Hayfield Bird Communities. *Auk* 112, 720–730.
- Bollinger, E.K., Bollinger, P.B., and Gavin, T.A. (1990). Effects of Hay-Cropping on Eastern Populations of the Bobolink. *Wildl. Soc. Bull.* 18, 142–150.
- Bollmann, K., Reyer, H.-U., and Brodmann, P.A. (1997). Territory quality and reproductive success: can Water Pipits *Anthus spinoletta* assess the relationship reliably? *Ardea* 85, 83–98.
- Botías, C., Basley, K., Nicholls, E., and Goulson, D. (2019). Impact of pesticide use on the flora and fauna of field margins and hedgerows. In *The Ecology of Hedgerows and Field Margins.*, (Routledge, New York, USA), pp. 90–109.
- Boulinier, T., and Danchin, E. (1997). The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evol. Ecol.* 11, 505–517.
- Boynton, C.K., Mahony, N.A., and Williams, T.D. (2020). Barn Swallow (*Hirundo rustica*) fledglings use crop habitat more frequently in relation to its availability than pasture and other habitat types. *Condor* 122, duz067.
- Brown, J.L. (1969). The Buffer Effect and Productivity in Tit Populations. *Am. Nat.* 103, 347–354.
- Brown, C.R., and Brown, M.B. (1996). *Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior* (University of Chicago Press).
- Burke, D.M., and Nol, E. (1998). Influence of Food Abundance, Nest-Site Habitat, and Forest Fragmentation on Breeding Ovenbirds. *Auk* 115, 96–104.
- Calsbeek, R., and Sinervo, B. (2002). An experimental test of the ideal despotic distribution. *J. Anim. Ecol.* 71, 513–523.
- Catry, I., Franco, A.M.A., and Moreira, F. (2014). Easy but ephemeral food: exploring the trade-offs of agricultural practices in the foraging decisions of Lesser Kestrels on farmland. *Bird Study* 61, 447–456.
- Chalfoun, A.D., and Martin, T.E. (2007). Assessments of habitat preferences and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *J. Appl. Ecol.*
- Chalfoun, A.D., and Schmidt, K.A. (2012). Adaptive breeding-habitat selection: Is it for the birds? *Auk* 129, 589–599.

- Chalfoun, A.D., Thompson, F.R., and Ratnaswamy, M.J. (2002). Nest predators and fragmentation: A review and meta-analysis. *Conserv. Biol.* 16, 306–318.
- Charmantier, A., and Perret, P. (2004). Manipulation of nest-box density affects extra-pair paternity in a population of blue tits (*Parus caeruleus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 360–365.
- Clark, R.G., Winkler, D.W., Dawson, R.D., Shutler, D., Hussell, D.J.T., Lombardo, M.P., Thorpe, P.A., Dunn, P.O., and Whittingham, L.A. (2018). Geographic variation and environmental correlates of apparent survival rates in adult tree swallows *Tachycineta bicolor*. *J. Avian Biol.* 49, 1–13.
- Cockle, K.L., Martin, K., and Drever, M.C. (2010). Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol. Conserv.* 143, 2851–2857.
- Cody, M.L. (1985). *Habitat selection in birds*. (Orlando: Academic Press)
- Cornell Lab of Ornithology (2020). All about bird houses: nest box placement.
- Danielson, B.J. (1992). Habitat selection, interspecific interactions and landscape composition. *Evol. Ecol.* 6, 399–411.
- Daoust, S.P., Bélisle, M., Savage, J., Robillard, A., Beata, R., and Brodeur, J. (2012). Direct and indirect effects of landscape structure on a tri-trophic system within agricultural lands. *Ecosphere* 3, 1–19.
- Delgado, M. del M., Penteriani, V., Revilla, E., and Nams, V.O. (2010). The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *J. Anim. Ecol.* 79, 620–632.
- Delibes, M., Gaona, P., and Ferreras, P. (2001). Effects of an Attractive Sink Leading into Maladaptive Habitat Selection. *Am. Nat.* 158, 277–285.
- Demeyrier, V., Lambrechts, M.M., Perret, P., and Grégoire, A. (2016). Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *Anim. Behav.* 118, 181–190.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E., and Boulinier, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Anim. Behav.* 66, 973–988.
- Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J., and Gustafsson, L. (2004). Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *J. Anim. Ecol.* 73, 75–87.
- Donald, P.F., Green, R.E., and Heath, M.F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268, 25–29.

- Donovan, T.M., and Thompson, F.R. (2001). Modeling The Ecological Trap Hypothesis : A Habitat and Demographic Analysis for Migrant Songbirds. *Ecol. Appl.* 11, 871–882.
- Drake, V.A., and Farrow, R.A. (1989). The ‘aerial plankton’ and atmospheric convergence. *Trends Ecol. Evol.* 4, 381–385.
- Dreelin, R.A., Shipley, J.R., and Winkler, D.W. (2018). Flight Behavior of Individual Aerial Insectivores Revealed by Novel Altitudinal Dataloggers. *Front. Ecol. Evol.* 6, 1–7.
- Duchet, C., Moraru, G.M., Spencer, M., Saurav, K., Bertrand, C., Fayolle, S., Gershberg Hayoon, A., Shapir, R., Steindler, L., and Blaustein, L. (2018). Pesticide-mediated trophic cascade and an ecological trap for mosquitoes. *Ecosphere* 9, 498–513.
- Dwernychuk, L.W., and Boag, D.A. (1972). Ducks nesting in association with gulls—an ecological trap? *Can. J. Zool.* 50, 559–563.
- Edelaar, P., Siepielski, A.M., and Clobert, J. (2008). Matching habitat choice causes directed gene flow: A neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution.* 62, 2462–2472.
- Edworthy, A.B., Trzcinski, M.K., Cockle, K.L., Wiebe, K.L., and Martin, K. (2018). Tree cavity occupancy by nesting vertebrates across cavity age. *J. Wildl. Manage.* 82, 639–648.
- English, P.A., Nocera, J.J., Pond, B.A., and Green, D.J. (2017). Habitat and food supply across multiple spatial scales influence the distribution and abundance of a nocturnal aerial insectivore. *Landsc. Ecol.* 32, 343–359.
- Fletcher, R.J., Orrock, J.L., and Robertson, B.A. (2012). How the type of anthropogenic change alters the consequences of ecological traps. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 2546–2552.
- Forsman, J.T., Mönkkönen, M., Helle, P., and Inkeröinen, J. (1998). Heterospecific attraction and food resources in migrants’ breeding patch selection in northern boreal forest. *Oecologia* 115, 278–286.
- Forsman, J.T., Seppänen, J.-T., and Mönkkönen, M. (2002). Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 269, 1619–1623.
- Fox, G.A. (2015). What you don’t know can hurt you: censored and truncated data in ecological research. In *Ecological Statistics: Contemporary Theory and Application*, G.A. Fox, S. Negrete-Yankelevich, and V.S. Sosa, eds. (Oxford University Press), p. 389.
- Fretwell, S.D. (1972). *Populations in a seasonal environment.* (Princeton: Princeton University Press)
- Fretwell, S.D., and Lucas, H.L. (1970). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19, 16–36.

- Gates, J.E., and Gysel, L.W. (1978). Avian Nest Dispersion and Fledging Success in Field-Forest Ecotones. *Ecology* 59, 871–883.
- Gervais, J.A., Rosenberg, D.K., and Anthony, R.G. (2003). Space Use and Pesticide Exposure Risk of Male Burrowing Owls in an Agricultural Landscape. *J. Wildl. Manage.* 67, 155.
- Ghilain, A., and Bélisle, M. (2008). Breeding success of Tree Swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 18, 1140–1154.
- Gibbons, D., Morrissey, C., and Mineau, P. (2015). A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 103–118.
- Gibbons, P., Lindenmayer, D.B., Fisher, J., Manning, A.D., Weinberg, A., Seddon, J., Ryan, P., and Barrett, G. (2008). The Future of Scattered Trees in Agricultural Landscapes. *Conserv. Biol.* 22, 1309–1319.
- Gilroy, J.J., and Sutherland, W.J. (2007). Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. *Trends Ecol. Evol.* 22, 351–356.
- Giraldeau, L.A., Valone, T.J., and Templeton, J.J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 357, 1559–1566.
- Giroux, I. (2019). Présence de pesticides dans l’eau au Québec : Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya – 2015 à 2017.
- Godin, J.G.J., and Keenleyside, M.H.A. (1984). Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): A test of the ideal free distribution theory. *Anim. Behav.* 32, 120–131.
- Goldingay, R.L., Ruegger, N.N., Grimson, M.J., and Taylor, B.D. (2015). Specific nest box designs can improve habitat restoration for cavity-dependent arboreal mammals. *Restor. Ecol.* 23, 482–490.
- Goldingay, R.L., Rohweder, D., and Taylor, B.D. (2020). Nest box contentions: Are nest boxes used by the species they target? *Ecol. Manag. Restor.* 10–17.
- Greene, C.M., and Stamps, J.A. (2001). Habitat selection at low population densities. *Ecology* 82, 2091–2100.
- Greño, J.L., Belda, E.J., and Barba, E. (2007). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *J. Avian Biol.* 39, 41–49.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F., and Thuman, Katherine, A. (2002). Extra pair paternity in birds : a review of interspecific. *Mol. Ecol.* 11, 2195–2212.

- Haché, S., Villard, M., and Bayne, E.M. (2013). Experimental evidence for an ideal free distribution in a breeding population of a territorial songbird. *Ecology* 94, 861–869.
- Hale, R., and Swearer, S.E. (2016). Ecological traps: current evidence and future directions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20152647.
- Hale, R., Treml, E.A., and Swearer, S.E. (2015). Evaluating the metapopulation consequences of ecological traps. *Proc. R. Soc. London, Ser. B Biol. Sci.* 282, 20142930.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., Hall, L.S., Krausman, P.R., and Morrison, M.L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildl. Soc. Bull.* 25, 173–182.
- Hallmann, C.A., Foppen, R.P.B., Van Turnhout, C.A.M., De Kroon, H., and Jongejans, E. (2014). Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511, 341–343.
- Haramis, G.M., and Thompson, D.Q. (1985). Density-Production Characteristics of Box-Nesting Wood Ducks in a Northern Greentree Impoundment. *J. Wildl. Manage.* 49, 429.
- Harper, D.G.C. (1982). Competitive Foraging in Mallards: “Ideal Free” Ducks. *Clin. Pharmacol. Ther.* 30, 575–584.
- Hildén, O. (1965). Habitat selection in birds : A review. *Ann. Zool. Fennici* 2, 53–75.
- Hollander, F.A., Van Dyck, H., San Martin, G., and Titeux, N. (2011). Maladaptive Habitat Selection of a Migratory Passerine Bird in a Human-Modified Landscape. *PLoS One* 6, e25703.
- Holmes, R.T., Marra, P.P., and Sherry, T.W. (1996). Habitat-Specific Demography of Breeding Black-Throated Blue Warblers (*Dendroica caerulescens*): Implications for Population Dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65, 183.
- Holt, R.F., and Martin, K. (1997). Landscape Modification and Patch Selection: The Demography of Two Secondary Cavity Nesters Colonizing Clearcuts. *Auk* 114, 443–455.
- Hutto, R.L. (1985). Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In *Habitat Selection in Birds*, pp. 455–476.
- ICOAN (2012). The state of Canada’s birds.
- Jobin, B., Beaulieu, J., Grenier, M., Bélanger, L., Maisonneuve, C., Bordage, D., and Filion, B. (2003). Landscape changes and ecological studies in agricultural regions, Québec, Canada. *Landsc. Ecol.* 18, 575–590.
- Johnson, D.H. (1980). The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61, 65–71.

- Johnson, M.D. (2007). Measuring Habitat Quality : a Review. *Condor* 109, 489–504.
- Jones, J. (2001). Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. *Auk* 118, 557.
- Jones, J. (2003). Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*): A New Model Organism? *Auk* 120, 591–599.
- Kacelnik, A., Krebs, J.R., and Bernstein, C. (1992). The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends Ecol. Evol.* 7, 50–55.
- Kautz, A.R., and Gardiner, M.M. (2019). Agricultural intensification may create an attractive sink for Dolichopodidae, a ubiquitous but understudied predatory fly family. *J. Insect Conserv.* 23, 453–465.
- Kennedy, M., and Gray, R.D. (1993). Can Ecological Theory Predict the Distribution of Foraging Animals ? A Critical Analysis of Experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos* 68, 158–166.
- King, A.J., and Cowlshaw, G. (2007). When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. *Biol. Lett.* 3, 137–139.
- Kivelä, S.M., Seppänen, J.T., Ovaskainen, O., Doligez, B., Gustafsson, L., Mönkkönen, M., and Forsman, J.T. (2014). The past and the present in decision-making: the use of conspecific and heterospecific cues in nest site selection. *Ecology* 95, 3428–3439.
- Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Gow, E.A., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., Dawson, R.D., et al. (2018). Constructing and evaluating a continent-wide migratory songbird network across the annual cycle. *Ecol. Monogr.* 88, 445–460.
- Kokko, H., and Sutherland, W.J. (2001). Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evol. Ecol. Res.* 3, 537–551.
- Kristan, W.B. (2003). The Role of Habitat Selection Behavior in Population Dynamics : Source-Sink Systems and Ecological Traps. *Oikos* 103, 457–468.
- Křivan, V., Cressman, R., and Schneider, C. (2008). The ideal free distribution: A review and synthesis of the game-theoretic perspective. *Theor. Popul. Biol.* 73, 403–425.
- Lagrange, P., Gimenez, O., Doligez, B., Pradel, R., Garant, D., Pelletier, F., and Bélisle, M. (2017). Assessment of individual and conspecific reproductive success as determinants of breeding dispersal of female tree swallows: A capture–recapture approach. *Ecol. Evol.* 7, 7334–7346.
- Lahti, D.C. (2001). The “edge effect on nest predation” hypothesis after twenty years. *Biol. Conserv.* 99, 365–374.

- Lele, S.R., Merrill, E.H., Keim, J., and Boyce, M.S. (2013). Selection, use, choice and occupancy: Clarifying concepts in resource selection studies. *J. Anim. Ecol.* 82, 1183–1191.
- Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2014). Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 733–742.
- Lindenmayer, D., Crane, M., Blanchard, W., Okada, S., and Montague-Drake, R. (2016). Do nest boxes in restored woodlands promote the conservation of hollow-dependent fauna? *Restor. Ecol.* 24, 244–251.
- Lindenmayer, D.B., Welsh, A., Donnelly, C., Crane, M., Michael, D., Macgregor, C., McBurney, L., Montague-Drake, R., and Gibbons, P. (2009). Are nest boxes a viable alternative source of cavities for hollow-dependent animals? Long-term monitoring of nest box occupancy, pest use and attrition. *Biol. Conserv.* 142, 33–42.
- Lindenmayer, D.B., Crane, M., Evans, M.C., Maron, M., Gibbons, P., Bekessy, S., and Blanchard, W. (2017). The anatomy of a failed offset. *Biol. Conserv.* 210, 286–292.
- Lombardo, M.P. (1987). Attendants at Tree Swallow Nests . II . The Exploratory-Dispersal Hypothesis. *Condor* 89, 138–149.
- Lomnicki, A. (1980). Regulation of Population Density Due to Individual Differences and Patchy Environment. *Oikos* 35, 185–193.
- Lowther, P.E., and Cink, C.L. (2006). House Sparrow (*Passer domesticus*). Bird of North America Online.
- Mänd, R., Tilgar, V., Lõhmus, A., and Leivits, A. (2005). Providing nest boxes for hole-nesting birds - Does habitat matter? *Biodivers. Conserv.* 14, 1823–1840.
- Mänd, R., Leivits, A., Leivits, M., and Rodenhouse, N.L. (2009). Provision of nestboxes raises the breeding density of great tits *parus major* equally in coniferous and deciduous woodland. *Ibis (Lond. 1859)*. 151, 487–492.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., and Swift, M.J. (1997). Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* (80-.). 277, 504–509.
- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: a review. In *Dispersal Ecology and Evolution*, J. Clobert, M. Baguette, T.G. Benton, and James M. Bullock, eds. (Oxford University Press), pp. 3–18.
- McCarty, J.P., and Winkler, D.W. (1999). Foraging Ecology and Diet Selectivity of Tree Swallows Feeding Nestlings. *Condor* 101, 246–254.

- Mcpeek, M.A., Rodenhouse, N.L., Holmes, R.T., Thomas, W., Mcpeek, M.A., Rodenhouse, N.L., Holmes, R.T., and Sherry, T.W. (2001). A General Model of Site-Dependent Population Regulation : Population-Level Regulation without Individual-Level Interactions. *Oikos* 94, 417–424.
- Michel, N.L., Smith, A.C., Clark, R.G., Morrissey, C.A., and Hobson, K.A. (2016). Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography (Cop.)*. 39, 774–786.
- Michelson, C.I., Clark, R.G., and Morrissey, C.A. (2018). Agricultural land cover does not affect the diet of Tree Swallows in wetland-dominated habitats. *Condor* 120, 751–764.
- Milinski, M. (1979). An Evolutionarily Stable Strategy in Stickelbacks. *Z. Tierpsychol.* 51, 36–40.
- Milinski, M. (1988). Games fish play: Making decisions as a social forager. *Trends Ecol. Evol.* 3, 325–330.
- Milinski, M. (1994). Ideal Free Theory Predicts More Than Only Input Matching : A Critique of Kennedy and Gray ’ s Review. *Oikos* 71, 163–166.
- Milinski, M., and Parker, G.A. (1991). Competition for resources. In *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach.*, pp. 137–168.
- Møller, A.P. (1989). Parasites, Predators and Nest Boxes: Facts and Artefacts in Nest Box Studies of Birds? *Oikos* 56, 421.
- Mönkkönen, M., Helle, P., and Soppela, K. (1990). Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities? *Oecologia* 85, 218–225.
- Mönkkönen, M., Härdling, R., Forsman, J.T., and Tuomi, J. (1999). Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection. *Evol. Ecol.* 13, 93–106.
- Monros, J.S., Belda, E.J., and Barba, E. (2002). Post-fledging survival of individual great tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos* 99, 481–488.
- Montiel-León, J.M., Munoz, G., Vo Duy, S., Do, D.T., Vaudreuil, M.-A., Goeury, K., Guillemette, F., Amyot, M., and Sauvé, S. (2019). Widespread occurrence and spatial distribution of glyphosate, atrazine, and neonicotinoids pesticides in the St. Lawrence and tributary rivers. *Environ. Pollut.* 250, 29–39.
- Morris, D.W. (1992). Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes. *Evol. Ecol.* 6, 412–432.
- Morris, D.W. (2003). Toward an Ecological Synthesis : A Case for Habitat Selection. *Oecologia*

136, 1–13.

Morris, A.J., and Gilroy, J.J. (2008). Close to the edge: predation risks for two declining farmland passerines. *Ibis*. 150, 168–177.

Morrissey, C.A., Mineau, P., Devries, J.H., Sanchez-Bayo, F., Liess, M., Cavallaro, M.C., and Liber, K. (2015). Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: A review. *Environ. Int.* 74, 291–303.

Mulé, R., Sabella, G., Robba, L., and Manachini, B. (2017). Systematic Review of the Effects of Chemical Insecticides on Four Common Butterfly Families. *Front. Environ. Sci.* 5, 1–5.

Naef-Daenzer, B., Widmer, F., and Nuber, M. (2001). Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70, 730–738.

Nebel, S., Mills, A., McCracken, J.D., and Taylor, P.D. (2010). Declines of Aerial Insectivores in North America Follow a Geographic Gradient. *Avian Conserv. Ecol.* 5.

Newton, I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biol. Conserv.* 70, 265–276.

Nilsson, S.G. (1984). The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.* 15, 167.

Nocera, J.J., Forbes, G.J., and Giraldeau, L.A. (2006). Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 349–355.

Norris, A.R., Aitken, K.E.H., Martin, K., and Pokorny, S. (2018). Nest boxes increase reproductive output for Tree Swallows in a forest grassland matrix in central British Columbia. *PLoS One* 13, e0204226.

Orians, G.H., and Wittenberger, J.F. (1991). Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *Am. Nat.* 137, S29–S29.

Parejo, D., Danchin, É., Silva, N., White, J.F., Dreiss, A.N., and Avilés, J.M. (2008). Do great tits rely on inadvertent social information from blue tits? A habitat selection experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 1569–1579.

Parker, G.A. (1978). Evolution of Competitive Mate Searching. *Annu. Rev. Entomol.* 23, 173–196.

Parker, G.A., and Sutherland, W.J. (1986). Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Anim. Behav.* 34, 1222–1242.

Pärt, T., and Doligez, B. (2003). Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parental activity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 270, 1809–1813.

- Pärt, T., Arlt, D., and Villard, M.A. (2007). Empirical evidence for ecological traps: A two-step model focusing on individual decisions. *J. Ornithol.* 148, S327–S332.
- Pärt, T., Arlt, D., Doligez, B., Low, M., and Qvarnström, A. (2011). Prospectors combine social and environmental information to improve habitat selection and breeding success in the subsequent year. *J. Anim. Ecol.* 80, 1227–1235.
- Pegan, T.M., Craig, D.P., Gulson-Castillo, E.R., Gabrielson, R.M., Bezner Kerr, W., MacCurdy, R., Powell, S.P., and Winkler, D.W. (2018). Solar-powered radio tags reveal patterns of post-fledging site visitation in adult and juvenile Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *PLoS One* 13, e0206258.
- Petit, L.J., and Petit, D.R. (1996). Factors Governing Habitat Selection by Prothonotary Warblers: Field Tests of the Fretwell-Lucas models. *Source Ecol. Monogr. Ecol. Monogr.* 66, 367–387.
- Pisa, L.W., Amaral-Rogers, V., Belzunces, L.P., Bonmatin, J.M., Downs, C.A., Goulson, D., Kreutzweiser, D.P., Krupke, C., Liess, M., McField, M., et al. (2015). Effects of neonicotinoids and fipronil on non-target invertebrates. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 68–102.
- Porlier, M., Bélisle, M., and Garant, D. (2009). Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 1543–1554.
- Price, T. (1987). Diet Variation in a Population of Darwin’s Finches. *Ecology* 68, 1015–1028.
- Pulliam, H.R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *Am. Nat.* 132, 652–661.
- Pulliam, R.H., and Danielson, B.J. (1991). Sources, Sinks, and Habitat Selection : A Landscape Perspective on Population Dynamics. *Am. Nat.* 137, S50–S66.
- Purcell, K.L., Verner, J., and Oring, L.W. (1997). A Comparison of the Breeding Ecology of Birds Nesting in Boxes and Tree Cavities. *Auk* 114, 646–656.
- Redmond, L.J., Murphy, M.T., Dolan, A.C., and Sexton, K. (2009). Public information facilitates habitat selection of a territorial species: the eastern kingbird. *Anim. Behav.* 77, 457–463.
- Reed, J.M., Bdulnier, T., Danchin, E., and Dring, L.W. (1999). Informed Dispersal: Prospecting by Birds for Breeding Sites. *Curr. Ornithol.*
- Reid, N., McDonald, R.A., and Montgomery, W.I. (2010). Homogeneous habitat can meet the discrete and varied resource requirements of hares but may set an ecological trap. *Biol. Conserv.* 143, 1701–1706.

- Remeš, V. (2000). How Can Maladaptive Habitat Choice Generate Source-Sink Population Dynamics ? *Oikos* 91, 579–582.
- Rendell, W.B., and Robertson, R.J. (1989). Nest-Site Characteristics , Reproductive Success and Cavity Availability for Tree Swallows Breeding in Natural Cavities. *Condor* 91, 875–885.
- Rendell, W.B., and Robertson, R.J. (1990). Influence of Forest Edge on Nest-Site Selection by Tree Swallows. *Wilson Bull.* 102, 634–644.
- Rendell, W.B., and Verbeek, N.A.M. (1996). Old Nest Material in Nest Boxes of Tree Swallows : Effects on Nest-Site Choice and Nest Building. *Auk* 113, 319–328.
- Ringhofer, M., and Hasegawa, T. (2014). Social cues are preferred over resource cues for breeding-site selection in Barn Swallows. *J. Ornithol.* 155, 531–538.
- Rioux Paquette, S., Garant, D., Pelletier, F., and Bélisle, M. (2013). Seasonal patterns in Tree Swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 23, 122–133.
- Robertson, B.A., and Blumstein, D.T. (2019). How to disarm an evolutionary trap. *Conserv. Sci. Pract.* e116, 1–14.
- Robertson, B.A., and Chalfoun, A.D. (2016). Evolutionary traps as keys to understanding behavioral maladaptation. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 12, 12–17.
- Robertson, B.A., and Hutto, R.L. (2006). A Framework for Understanding Ecological Traps and an Evaluation of Existing Evidence. *Ecology* 97, 302–312.
- Robertson, R.J., and Rendell, W.B. (1990). A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nesting bird, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*), in nest boxes and natural cavities. *Can. J. Zool.* 68, 1046–1052.
- Robertson, B.A., Rehage, J.S., and Sih, A. (2013). Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 28, 552–560.
- Robillard, A., Garant, D., and Bélisle, M. (2013). The Swallow and the Sparrow: How agricultural intensification affects abundance, nest site selection and competitive interactions. *Landsc. Ecol.* 28, 201–215.
- Robles, H., and Martin, K. (2013). Resource Quantity and Quality Determine the Inter-Specific Associations between Ecosystem Engineers and Resource Users in a Cavity-Nest Web. *PLoS One* 8, e74694.
- Robles, H., and Martin, K. (2014). Habitat-Mediated Variation in the Importance of Ecosystem Engineers for Secondary Cavity Nesters in a Nest Web. *PLoS One* 9, e90071.

- Rodenhouse, N.L., and Best, L.B. (1983). Breeding Ecology of Vesper Sparrows in Corn and Soybean Fields. *Am. Midl. Nat.* 110, 265.
- Rodenhouse, N.L., Sherry, T.W., and Holmes, R.T. (1997). Site-Dependent Regulation of Population Size: A New Synthesis. *Ecology* 78, 2025–2042.
- Rosenzweig, M.L. (1991). Habitat Selection and Population Interactions: The Search for Mechanism. *Am. Nat.* 137, S5–S28.
- Rotem, G., Ziv, Y., Giladi, I., and Bouskila, A. (2013). Wheat fields as an ecological trap for reptiles in a semiarid agroecosystem. *Biol. Conserv.* 167, 349–353.
- Le Roux, D.S., Ikin, K., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., and Gibbons, P. (2014). The future of large old trees in urban landscapes. *PLoS One* 9.
- Le Roux, D.S., Ikin, K., Lindenmayer, D.B., Bistricher, G., Manning, A.D., and Gibbons, P. (2016). Effects of entrance size, tree size and landscape context on nest box occupancy: Considerations for management and biodiversity offsets. *For. Ecol. Manage.* 366, 135–142.
- Russell, R.W. (1999). Precipitation scrubbing of aerial plankton: inferences from bird behavior. *Oecologia* 118, 381–387.
- Russell, R.W., and Wilson, J.W. (1996). Aerial plankton detected by radar. *Nature* 381, 200–201.
- Sánchez-Bayo, F. (2011). Impacts of Agricultural Pesticides on Terrestrial Ecosystems. *Ecol. Impacts Toxic Chem. (Open Access)* 63–87.
- Schjørring, S., Gregersen, J., and Bregnballe, T. (1999). Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Anim. Behav.* 57, 647–654.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., and Sherman, P.W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 17, 474–480.
- Seppänen, J.-T., Forsman, J.T., Mönkkönen, M., and Thomson, R.L. (2007). Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* 88, 1622–1633.
- Shochat, E., Patten, M.A., Morris, D.W., Reinking, D.L., Wolfe, D.H., and Sherrod, S.K. (2005). Ecological traps in isodars: effects of tallgrass prairie management on bird nest success. *Oikos* 111, 159–169.
- Shutler, D., Hussell, D.J.T., Norris, D.R., Winkler, D.W., Robertson, R.J., Bonier, F., Rendell, W.B., Bélisle, M., Clark, R.G., Dawson, R.D., et al. (2012). Spatiotemporal Patterns in Nest Box Occupancy by Tree Swallows Across North America. *Avian Conserv. Ecol.* 7, 3.

- Smith, R.J.F. (1986). Evolution of Alarm Signals: Role of Benefits of Retaining Group Members or Territorial Neighbors. *Am. Nat.* 128, 604–610.
- Smith, G.C., and Agnew, G. (2002). The value of “bat boxes” for attracting hollow-dependent fauna to farm forestry plantations in southeast Queensland. *Ecol. Manag. Restor.* 3, 37–46.
- Stamps, J.A. (1988). Conspecific Attraction and Aggregation in Territorial Species. *Am. Nat.* 131, 329–347.
- Stamps, J.A. (2001). Habitat selection by dispersers: intergrating proximate and ultimate approaches. In *Dispersal*, pp. 230–242.
- Stamps, J., and Krishnan, V. V. (2005). Nonintuitive Cue Use in Habitat Selection. *Ecol. Soc. Am.* 89, 2850–2861.
- Stamps, J.A., Krishnan, V. V., and Reid, M.L. (2005). Search Costs and Habitat Selection by Dispersers. *Ecology* 86, 510–518.
- Stanton, R.L., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244–254.
- Stapleton, M.K., and Robertson, R.J. (2006). Female Tree Swallow home-range movements during their fertile period as revealed by radio-tracking. *Wilson J. Ornithol.* 118, 502–507.
- Summers, R.W., Jardine, D.C., Marquiss, M., and Proctor, R. (1996). The biometrics of invading Common Crossbills *Loxia curvirostra* in Britain during 1990-1991. *Ring. Migr.* 17, 1–10.
- Sutherland, W.J. (1996). *From Individual Behaviour to Population Ecology* (New York: Oxford University Press).
- Switzer, P. V (1997). Past reproductive success affects future habitat selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 307–312.
- Takahashi, M. (2007). Oviposition site selection: Pesticide avoidance by gray treefrogs. *Environ. Toxicol. Chem.* 26, 1476–1480.
- Tews, J., Bert, D.G., and Mineau, P. (2013). Estimated Mortality of Selected Migratory Bird Species from Mowing and Other Mechanical Operations in Canadian Agriculture. *Avian Conserv. Ecol.* 8, art8.
- Thomson, R.L., Forsman, J.T., and Mönkkönen, M. (2003). Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis. *Oecologia* 134, 431–438.

- Thorup, K., Tøttrup, A.P., Willemoes, M., Klaassen, R.H.G., Strandberg, R., Vega, M.L., Dasari, H.P., Araújo, M.B., Wikelski, M., and Rahbek, C. (2017). Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants. *Sci. Adv.* 3, e1601360.
- Touihri, M., Séguy, M., Imbeau, L., Mazerolle, M.J., and Bird, D.M. (2019). Effects of agricultural lands on habitat selection and breeding success of American kestrels in a boreal context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 272, 146–154.
- Tregenza, T. (1995). Building on the ideal free distribution. *Adv. Ecol. Res.* 26, 253–302.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., and Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874.
- Turner, G.F., and Pitcher, T.J. (1986). Attack Abatement: A Model for Group Protection by Combined Avoidance and Dilution. *Am. Nat.* 128, 228–240.
- Twining, C.W., Brenna, J.T., Lawrence, P., Shipley, J.R., Tollefson, T.N., and Winkler, D.W. (2016). Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 10920–10925.
- Twining, C.W., Shipley, J.R., and Winkler, D.W. (2018). Aquatic insects rich in omega-3 fatty acids drive breeding success in a widespread bird. *Ecol. Lett.* 21, 1812–1820.
- Tye, A. (2008). Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis.* 134, 273–285.
- Valone, T.J., and Templeton, J.J. (2002). Public information for the assessment of quality: A widespread social phenomenon. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 357, 1549–1557.
- Van Horne, B. (1983). Density as a Misleading Indicator of Habitat Quality. *J. Wildl. Manage.* 47, 893–901.
- Vonesh, J.R., and Buck, J.C. (2007). Pesticide alters oviposition site selection in gray treefrogs. *Oecologia* 154, 219–226.
- Vonesh, J.R., and Kraus, J.M. (2009). Pesticide alters habitat selection and aquatic community composition. *Oecologia* 160, 379–385.
- Walls, S.S., Manosa, S., Fuller, R.M., Hodder, K.H., and Kenward, R.E. (1999). Is Early Dispersal Enterprise or Exile? Evidence from Radio-Tagged Buzzards. *J. Avian Biol.* 30, 407.
- Ward, M.P., and Schlossberg, S. (2004). Conspecific Attraction and the Conservation of Territorial Songbirds. *Conserv. Biol.* 18, 519–525.
- Wiens, J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Funct. Ecol.* 3, 385–397.

Winkler, D.W., Hallinger, K.K., Ardia, D.R., Robertson, R.J., Stutchbury, B.J., and Cohen, R.R. (2011). Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). Birds of North America Online.

